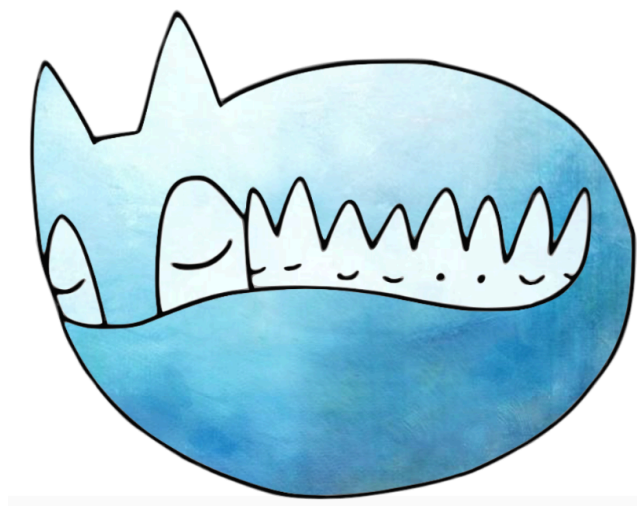


# **SINIKETTUJEN JA HOPEAKETTUJEN PENTUTULOSEN GENEETTINEN VAIHTELU**



Tiina Heinonen  
Maisterintutkielma  
Helsingin yliopisto  
Maataloustieteiden osasto  
Kotieläinten jalostustiede  
2018

HELSINGIN YLIOPISTO — HELSINGFORS UNIVERSITET — UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Laitos — Institution — Department Maataloustieteiden osasto	
Tekijä — Författare — Author Tiina J Heinonen			
Työn nimi — Arbetets titel — Title  Sinikettujen ja hopeakettujen pentutuloksen geneettinen vaihtelu			
Oppiaine — Läroämne — Subject Kotieläinten jalostustiede			
Työn laji — Arbetets art — Level Maisterintutkielma		Aika — Datum — Month and year Toukokuu 2018	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 102 s.
<p>Tiivistelmä — Referat — Abstract</p> <p>Turkiseläintuotannon taloudelliseen kannattavuuteen vaikuttaa turkisominaisuuksien lisäksi pentutulos. Biologisesti emän pentutulos määräytyy useasta eri tekijästä munasolujen irtoamisesta vieroitukseen ja seuraaviin penikointikertoihin. Tutkielma keskittyy sinikettujen ja hopeakettujen emien pentutulokseen vaikuttaviin ominaisuuksiin: ikä 1. siemennyksessä, tiinehtyvyys sekä syntyneiden määrä, vieroitettujen määrä, kuolleiden määrä ja pentukuolleisuus. Tutkielman tavoitteena on arvioida ominaisuuksissa esiintyvän perinnöllisen vaihtelun määrä ja niiden välinen korreloitunut vaihtelu, myös penikointikertojen yli. Tutkielmassa arvioitiin myös pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus pentulukumääriin ja pentukuolleisuuteen.</p> <p>Aineisto on norjalaisilta turkistarhoilta, ja se saatiin suomalaisen Saga Fursin hallinnoimasta WebSampo-järjestelmästä. Aineiston käsittely ja tilastolliset analyysit tehtiin R-ohjelmointiympäristössä. Varianssikomponentit arvioitiin bayesläiseen päättelyyn perustuvalla menetelmällä.</p> <p>Sini- ja hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet olivat 0,04 – 0,30. Pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus oli siniketuilla 0,038 – 0,105 ja hopeaketuilla 0,038 – 0,042. Penikointikertojen väliset fenotyypiset ja geneettiset korrelaatiot olivat matalia tai keskisuuria, joten ensimmäinen ja toinen penikointikerta tulisi käsitellä eri ominaisuuksina. Vieroitettujen pentujen määrää voidaan parantaa valitsemalla syntyneiden määrää ja kuolleisuutta. Koska tämän tutkimuksen perusteella syntyneiden määrän lisäämiseen ja pentukuolleisuuden vähentämiseen on runsaasti geneettistä potentiaalia, tulisi Suomessa tehostaa pentutulokseen liittyvää tiedonkeruuta.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords turkiseläimet, hedelmällisyys, lisääntyminen, pentutulos, pentukuolleisuus, pentuekoko			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Maataloustieteiden osasto ja Viikin kampuskirjasto			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Työtä ohjasi kotieläinten jalostustieteen professori Asko Mäki-Tanila			

HELSINGIN YLIOPISTO — HELSINGFORS UNIVERSITET — UNIVERSITY OF HELSINKI

Tiedekunta/Osasto — Fakultet/Sektion — Faculty Faculty of Agriculture and Forestry		Laitos — Institution — Department Department of Agricultural Sciences	
Tekijä — Författare — Author Tiina J Heinonen			
Työn nimi — Arbetets titel — Title  The Genetic Variation of Litter Size Traits in Blue and Silver Foxes			
Oppiaine — Läroämne — Subject Animal Breeding Science			
Työn laji — Arbetets art — Level Master's thesis		Aika — Datum — Month and year May 2018	Sivumäärä — Sidoantal — Number of pages 102 p.
<p>Tiivistelmä — Referat — Abstract</p> <p>Litter size and pelt characteristics are economically important traits in fur animal production. Biologically, the litter production is affected by several reproduction related traits all the way from ovulation rate to weaning and over parities. This thesis was focused on the six litter traits of blue and silver foxes: age at 1<sup>st</sup> insemination, pregnancy, number of pups born, weaned and lost and pup mortality. The objective was to estimate the amount of genetic variation within and between the traits, and also to quantify the genetic contribution of litter sire on the number of pups and mortality. The genetic correlations across parities were also estimated.</p> <p>The data is from Norwegian fur farms and was obtained from the WebSampo breeding program managed by the Finnish Saga Furs. Data processing and statistical analyses were performed using R programs. The variance components were estimated using a Bayesian approach and MCMC methods.</p> <p>The heritabilities of litter size traits in both blue and silver foxes ranged from 0.04 to 0.30. The heritability in the contribution of litter sire was 0.038 – 0.105 in blue fox and 0.038 – 0.042 in silver fox. The phenotypic and genetic correlations between parities ranged from low to medium. Consequently, the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> parities should be considered separate traits. The number of weaned pups can be increased by selecting for the number of pups born and pup mortality. Since there is genetic potential in increasing the number of pups born and lowering pup mortality, the collection of data regarding litter size traits should be enhanced in Finland.</p>			
Avainsanat — Nyckelord — Keywords fur animals, fertility, reproduction, litter result, litter size, cub mortality			
Säilytyspaikka — Förvaringsställe — Where deposited Department of Agricultural Sciences and Viikki Campus Library			
Muita tietoja — Övriga uppgifter — Further information Supervisor: Professor of Animal Breeding Asko Mäki-Tanila			

# SISÄLLYS

<b>1 JOHDANTO .....</b>	<b>6</b>
<b>2 SINIKETTUJEN JA HOPEAKETTUJEN PENTUTULOS .....</b>	<b>7</b>
<b>2.1 Pentutulokseen liittyvät ominaisuudet ja niiden perinnöllinen vaihtelu .....</b>	<b>8</b>
2.1.1 Kiima .....	9
2.1.2 Hedelmöitys .....	10
2.1.3 Tiineys.....	11
2.1.4 Penikointi.....	13
2.1.5 Pentujen kasvu.....	14
2.1.6 Vieroitus .....	15
2.1.7 Emän kestävyys .....	16
<b>2.2 Pentutulosominaisuuksien ja muiden ominaisuuksien yhteisvaihtelu .....</b>	<b>17</b>
2.2.1 Eläimen koko.....	17
2.1.2 Emän käyttäytyminen .....	17
<b>3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET .....</b>	<b>18</b>
<b>4 AINEISTO .....</b>	<b>19</b>
<b>4.1 Siniketut.....</b>	<b>20</b>
4.1.1 Sinikettujen sukupuu .....	21
4.1.2 Sinikettuaineiston kiinteät tekijät .....	22
<b>4.2 Hopeaketut .....</b>	<b>24</b>
4.2.1 Hopeakettujen sukupuu.....	24
4.2.2 Hopeakettuaineiston kiinteät tekijät.....	25
<b>4.3 Pentutulokseen liittyvät ominaisuudet .....</b>	<b>27</b>
<b>5 MENETELMÄT .....</b>	<b>28</b>
<b>5.1 Sukupuun käsittely ja sukusiitosasteiden arviointi.....</b>	<b>28</b>
<b>5.2 Kiinteiden tekijöiden vaikutuksen analysointi .....</b>	<b>29</b>
<b>5.3 Tilastolliset mallit varianssikomponenttien estimointiin.....</b>	<b>30</b>
5.3.1 Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien perinnöllisen vaihtelun arviointi.....	30

5.3.2 Pentueisän vaikutus pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin.....	33
5.3.3 Pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikoinnin yhteisvaihtelun arviointi.....	33
5.3.4 Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien yhteisvaihtelun arviointi ...	35
5.3.5 Tilastollisiin malleihin sisällytetyt kiinteät tekijät.....	36
<b>5.4 VARIANSSIKOMPONENTTIEN ESTIMOINTI MCMCGLMM:LLÄ.....</b>	<b>37</b>
5.4.1 Varianssikomponenttien arvioinnissa käytetyt priorijakaumat .....	38
<b>5.4.2 Aineistojen ja sukupuun käsittely MCMCglmm-ajaja varten .....</b>	<b>43</b>
5.3.4 Eri analyysien kierrosmäärät ja kierrosten arvojen poimintaväli .....	44
<b>6 TULOKSET .....</b>	<b>45</b>
<b>6.1 Sinikettut.....</b>	<b>45</b>
6.1.1 Sinikettujen pentutulosominaisuuksissa esiintyvä fenotyyppinen vaihtelu.....	45
6.1.2 Sinikettujen sukusiitosasteet .....	48
6.1.3 Sinikettujen kiinteiden tekijöiden vaikutus pentutulosominaisuuksiin	49
6.1.4 Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponentit ja periytymisasteet.....	53
6.1.5 Sinikettujen pentueisän vaikutus pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin .....	55
6.1.6 Sinikettujen pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran korrelaatiot .....	57
6.1.7 Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien korrelaatiot ...	59
<b>6.2 Hopeakettut .....</b>	<b>60</b>
6.2.1 Hopeakettujen pentutulosominaisuuksissa esiintyvä fenotyyppinen vaihtelu.....	60
6.2.2 Hopeakettujen sukusiitosasteet.....	63
6.2.3 Hopeakettujen kiinteiden tekijöiden vaikutus pentutulosominaisuuksiin .....	64
6.2.4 Hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponentit ja periytymisasteet.....	68
6.2.5 Hopeakettujen pentueisän vaikutus pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin .....	70

6.2.6 Hopeakettujen pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettiset ja fenotyyppiset korrelaatiot .....	70
6.2.7 Hopeakettujen pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien väliset geneettiset ja fenotyyppiset korrelaatiot .....	73
<b>7 TULOSTEN TARKASTELU.....</b>	<b>74</b>
<b>7.1 Aineisto.....</b>	<b>74</b>
<b>7.2 Menetelmät .....</b>	<b>75</b>
<b>7.3 Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien perinnöllinen vaihtelu....</b>	<b>79</b>
7.3.1 Ikä 1. siemennyksessä .....	79
7.3.2 Tiinehtyvyys .....	81
7.3.3 Syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrä.....	81
7.3.5 Kuolleiden pentujen määrä ja kuolleisuus .....	83
<b>7.4 Pentutulosominaisuuksien yhteisvaihtelu .....</b>	<b>85</b>
<b>7.5 Tulevaisuuden tutkimusaiheita .....</b>	<b>88</b>
<b>8 JOHTOPÄÄTÖKSET .....</b>	<b>89</b>
<b>9 KIITOKSET .....</b>	<b>91</b>
<b>LÄHTEET.....</b>	<b>92</b>
<b>LIITE 1 BAYESLÄINEN PÄÄTTELY .....</b>	<b>96</b>
L1.1 Priorijakauma ja epäinformatiivinen prior .....	97
L1.2 Likelihood.....	97
L1.3 Posteriorijakauman approksimaatio MCMC–menetelmällä .....	97
L1.4 Klassisen ja Bayesläisen lähestymistavan vertailu.....	100
<b>LIITE 2 SINIKETTUJEN PENTUTULOKSEEN LIITTYVIEN OMINAISUUKSIEN VARIANSSIKOMPONENTTIEN ARVIOINNISSA KÄYTETYT INFORMATIIVISET PRIORIT.....</b>	<b>101</b>

## 1 JOHDANTO

Turkiseläintuotannon taloudelliseen kannattavuuteen liittyy turkisominaisuuksien lisäksi merkittävästi myös pentutulos. Pentutulos voidaan määrittää vieroitettujen pentujen yhteenlasketun lukumäärän sekä paritettujen naaraiden lukumäärän suhteena. Tähän puolestaan vaikuttaa useita tekijöitä aina irtoavien munasolujen määrästä penikointiin ja vieroitukseen saakka ensimmäisenä ja seuraavina penikointikertoina.

Sinikettujen ja hopeakettujen pentutulokseen vaikuttavien ominaisuuksien tutkimus on painottunut lähinnä pentuekokoon (mm. Peura 2007, Wierzbicki 2004, Koivula ym. 2009). Syntyneiden pentujen lukumäärän lisäksi pentutulokseen vaikuttaa merkittävästi pentukuolleisuus penikoinnin ja vieroituksen välillä. Suomessa pentutulokseen liittyvä tiedonkeruu on toistaiseksi vaillinaista, eikä kuolleiden pentujen lukumäärää tai suhteellista osuutta tilastoida. Suurin syy tähän on perinne, jonka mukaan emoa ei tulisi häiritä pentujen kolmena ensimmäisenä elinviikkona, jotta se ei hävittäisi pentujaan. Näin pentukuolleisuuteen liittyvää perinnöllistä vaihtelua ei ole tähän mennessä arvioitu Suomessa. Norjalaisilla turkistarhoilla pentujen lukumäärästä kerätään tietoa useammalta laskentakerralta, ja norjalaisen aineiston käyttö mahdollisti myös pentukuolleisuuden perinnöllisen vaihtelun arvioinnin.

Tutkimuksen tavoitteena on selvittää, onko sinikettujen ja hopeakettujen pentutulokseen vaikuttavissa ominaisuuksissa perinnöllistä vaihtelua. Tutkimuksen pääpaino on syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrässä ja pentukuolleisuudessa. Aineisto mahdollisti myös sukukypsyysien ja tiinehtyvyyden perinnöllisen vaihtelun arvioinnin. Koska pentueen isä vaikuttaa hedelmöitymisen onnistumiseen ja sikiöiden sekä pentujen elinvoimaan, tutkitaan myös pentueen isän vaikutuksen osuutta pentulukumäärien ja kuolleisuuden vaihtelussa.

Aineistossa on tietoja usealta penikointikerralta, mikä mahdollistaa myös ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran välisten geneettisten ja fenotyypisten korrelaatioiden arvioinnin. Valinnan kannalta on tärkeää tietää, millaisia korrelaatioita ominaisuuksien välillä on. Tämän vuoksi arvioidaan myös pentutulokseen vaikuttavien ominaisuuksien väliset geneettiset ja fenotyypiset korrelaatiot.

## 2 SINIKETTUJEN JA HOPEAKETTUJEN PENTUTULOS

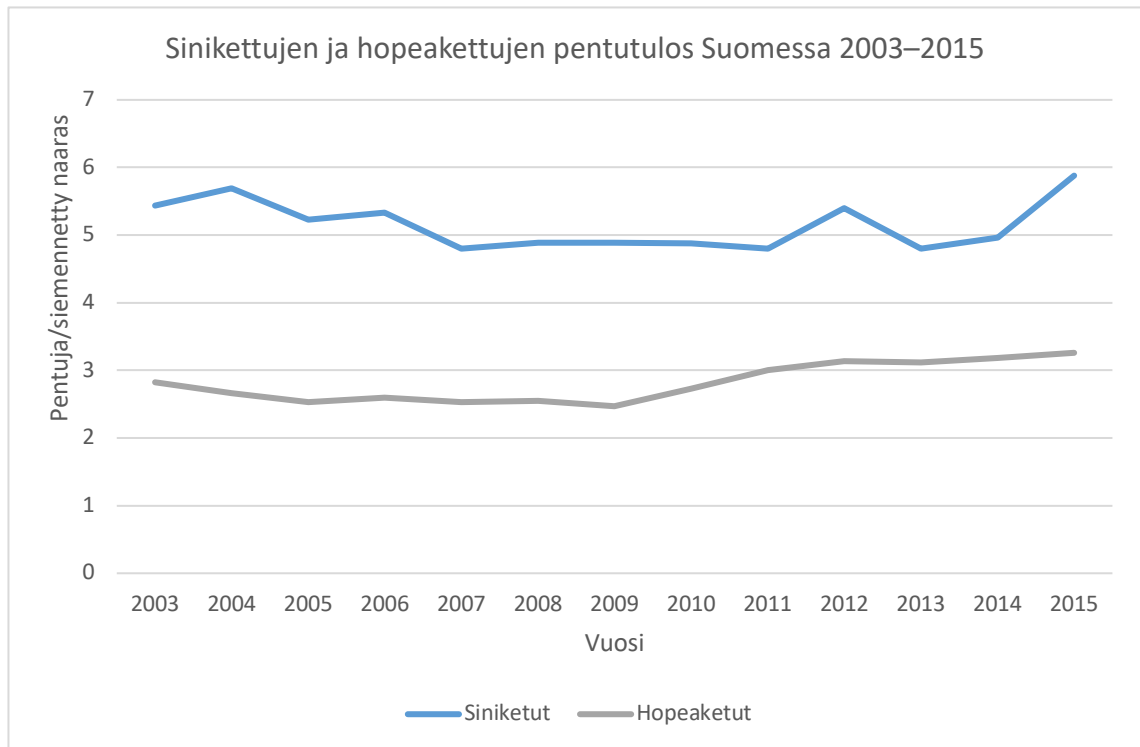
Sinikettu (*Vulpes lagopus*) ja hopeakettu (*Vulpes vulpes*) ovat kerran vuodessa penikoivia monisynnyttäjiä, joiden lisääntymistä voidaan mitata pentutuloksen avulla. Sekä sinikettu että hopeakettu kuuluvat kettujen (*Vulpes*) sukuun. Ne ovat kuitenkin eri lajeja, joiden lisääntymisfysiologia ja pentutulokseen vaikuttavat tekijät ovat osittain toisistaan poikkeavia.

Vuosittainen pentutulos voidaan määrittää vieroitettujen pentujen yhteenlasketun lukumäärän sekä paritettujen naaraiden lukumäärän suhteena:

$$\text{Pentutulos} = \frac{\text{Vieroitettujen pentujen määrä}}{\text{Paritettujen naaraiden määrä}}$$

Sinikettujen pentutulos on ollut viimeisen 15 vuoden ajan keskimäärin noin viisi ja hopeakettujen noin kolme pentua (kuva 1). Pentutuloksella on erittäin suuri taloudellinen merkitys, ja pentuekoko onkin sinikettujen taloudellisesti tärkein jalostettava ominaisuus (Peura ym. 2013 & 2016, Wierzbicki ym. 2007).



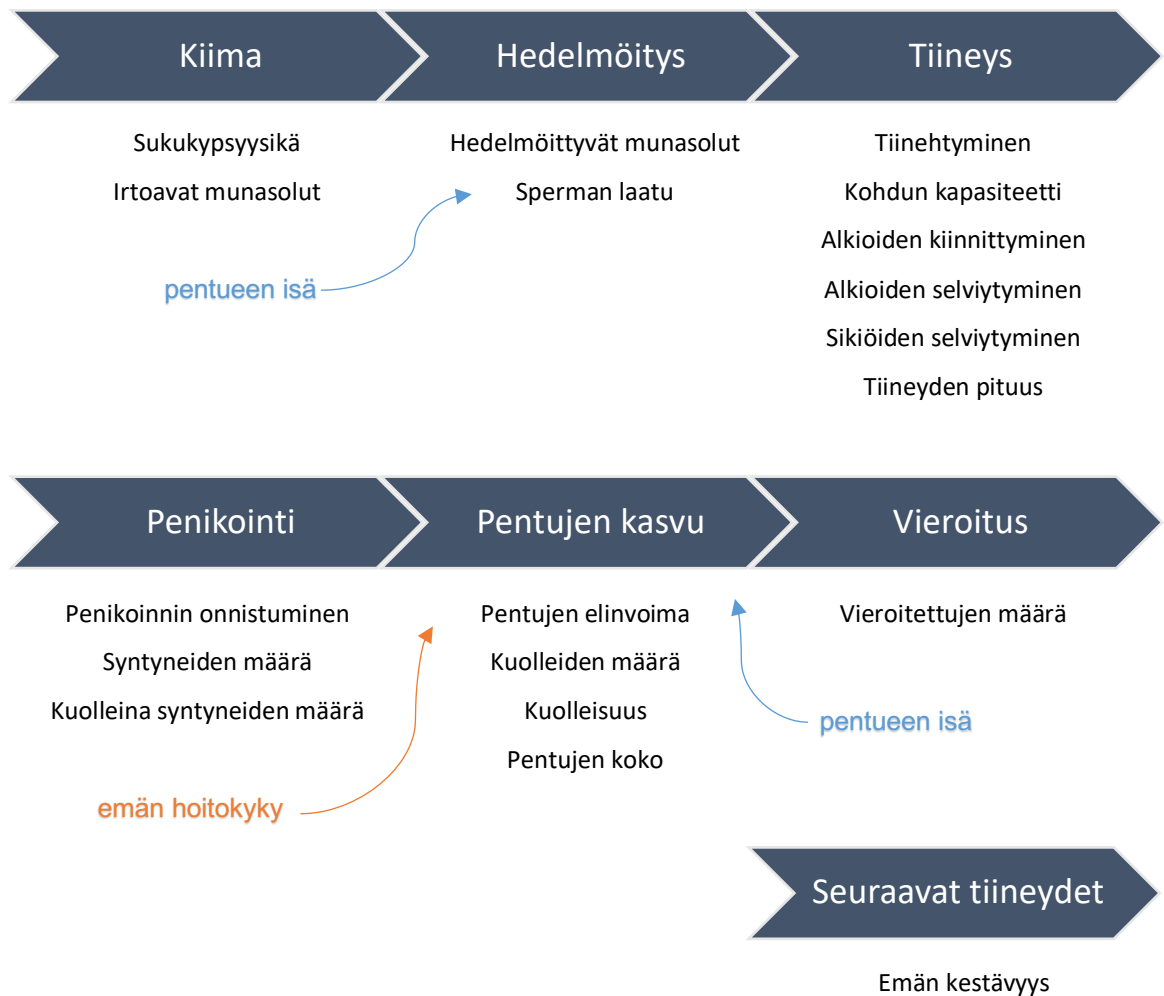


Kuva 1. Sinikettujen ja hopeakettujen pentutulos (pentuja/paritettu naaras) Suomessa 2003–2015 (ProFur, 2016).

## 2.1 Pentutulokseen liittyvät ominaisuudet ja niiden perinnöllinen vaihtelu

Biologisesti pentutulos määräytyy usean eri hedelmällisyyden osa-alueen summana aina siitoseläimen syntymästä sen koko elinkaaren loppuun saakka (kuva 2).

Pentutuloksen tehokas ja kokonaisvaltainen jalostus edellyttää siihen vaikuttavien ominaisuuksien mahdollisimman tarkkaa tunnistamista ja määrittelyä, sekä niihin vaikuttavien ympäristötekijöiden tuntemista. Avainasemassa on erityisesti ominaisuuksiin liittyvän tiedonkeruun järjestäminen: valintaa voidaan tehdä vain niiden ominaisuuksien suhteen, joista on olemassa kerättyä tietoa.



Kuva 2. Pentutulokseen vaikuttavia hedelmällisyysominaisuuksia penikointikauden eri vaiheissa kiimasta vieroitukseen ja seuraaviin tiineyksiin. Ominaisuuksiin vaikuttaa myös pentueen isä (sininen nuoli) ja emän hoitokyky (oranssi nuoli).

### 2.1.1 Kiima

Varsinainen penikointikausi alkaa, kun valojakso alkaa keväällä pidentyä ja naaraat tulevat kiimaan (Hernesniemi & Blomstedt 2010). Sekä siniketut että hopeaketut siemennetään ensimmäisen kerran yleensä 1-vuotiskeväänä. Naaraan ikä ensimmäisessä siemennyksessä on eläimen sukukypsyyssikää kuvaava ominaisuus. Koska sinikettu ja hopeakettu tulevat kiimaan kerran vuodessa, ei niiden jalostuksessa ole oleellisena tavoitteena

penikointi-intervallin lyhentäminen – toisin kuin esimerkiksi monisyntyisiin kuuluvan sian jalostuksessa. Naaraan ensimmäisen siemennyksen iän on kuitenkin todettu olevan yhteydessä pentuekokoon: sekä liian varhaisessa että myöhäisessä vaiheessa kiimaan tulevien sinikettujen pentuekoko on pienempi (Peura 2004). Ensimmäisen siemennyksen ikää on tutkittu muun muassa siniketuilla (Peura 2007) ja minkeillä (Koivula ym. 2010), ja sen periytymisasteet ovat vastaavasti 0,15 ja 0,10 (taulukko 1). Eläimen pentuajan yhteisen ympäristön osuus ensimmäisen siemennyksen iän vaihtelusta on suhteellisen suuri: samojen tutkimusten mukaan siniketuilla 0,26 ja minkeillä 0,44.

Ovuloituvien munasolujen määrä asettaa teoreettisen ylärajan pentueen koolle, ja sitä voidaan arvioida keltarauhasten yhteenlaskettuna lukumääränä molemmissa munasarjoissa. Jänisten ovuloituvien munasolujen määrän periytymisasteen arvioksi on saatu 0,16 (95 % uskottavuusalue eli HPD 0,07 – 0,25) (Laborda ym. 2011).

Taulukko 1. Ensimmäisen siemennyksen iän ja ovuloituvien munasolujen määrän periytymisasteita ( $h^2$ ) keskivirheineen (SE). n = otoskoko.

Ominaisuus	Eläin	n	$h^2 \pm SE$	Tutkimus
Ikä 1. siemennyksessä	Sinikettu	6 147	$0,15 \pm 0,02$	Peura ym. 2007
Ikä 1. siemennyksessä	Minkki	22 703	$0,10 \pm 0,01$	Koivula ym. 2010
Ovuloituvien munasolujen määrä	Jänis	1 477	0,16	Laborda ym. 2011

### 2.1.2 Hedelmöitys

Munasolujen hedelmöittyminen tapahtuu munanjohtimissa. Koska nykyään valtaosa ketuista keinosiemennetään, on siementäjän ammattitaidolla huomattava vaikutus tiinehtymiseen ja hedelmöittyvien munasolujen määrään (Hernesniemi & Blomstedt 2000). Optimaalinen siemennysaika onkin pen-

tuekoon kannalta olennaista. Oikea-aikaisen siemennyksen ja täten tiinehtymisen todennäköisyyttä voidaan parantaa myös siementämällä naaras useamman kerran samaan kiimaan.

Pentueen isä saattaa vaikuttaa hedelmöitymiseen sperman laadun kautta. Sperman laadun määrittäviä ominaisuuksia ovat muun muassa ejakulaatin tilavuus, siittiötiheys, siittiöiden määrä ja liikkuvuus sekä morfologisesti normaalien siittiöiden osuus. Pylkön ym. (2002) mukaan sinikettu-urosten sperman laatu on yleisesti ottaen riittävä hedelmöitystä ajatellen: liikkuvuus yli 80 % ja morfologisesti normaalien siittiöiden osuus 72 – 80 %. Turkiseläinten sperman laatuun liittyvien ominaisuuksien perinnöllistä vaihtelua on tutkittu vähän. Sonneilla periytymisasteiden on todettu olevan melko korkeita: esimerkiksi Mathevonin ym. (1998) tutkimuksessa nuorten sonnien sperman laatuun liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet vaihtelee 0,24:sta (tilavuus) 0,52:een (konsentraatio).

### 2.1.3 Tiineys

Naaraan onnistunut tiinehtyminen on edellytys pentutuotokselle. Tiinehtymisen periytymisasteet ovat matalia muihin hedelmällisyysominaisuuksiin verrattuna: esimerkiksi Koivulan ym. (2009) saamien tulosten mukaan sinikettujen tiinehtyvyyden periytymisaste on 0,029 (taulukko 2).

Sinikettujen ja hopeakettujen kohtu on kaksisarvinen. Valtosen ja Jalkasen (1993) mukaan hopeakettujen alkiot vaeltavat kohtuun 4 – 16 -soluvaiheessa, kun taas sinikettujen alkiot pysyvät munanjohtimissa morulavaiheeseen saakka. Siniketuilla noin viikon ja hopeaketuilla noin 9 – 10 päivän jälkeen alkiot kiinnittyvät eli implantoituvat kohdun seinämään. Vain osa alkioista selviää implantaatiovaiheeseen asti. Alkioiden selviytymistä voidaan arvioida implantoituneiden alkioiden ja ovuloituneiden munasolujen suhteena. Jänisten implantoituneiden alkioiden periytymisasteeksi on arvioitu 0,11 (95

% HPD 0,04 – 0,19) ja alkioden selviytymisen periytymisasteeksi 0,09 (95 % HPD 0,02 – 0,17) (Laborda ym. 2012).

Onnistuneen implantaation jälkeen osa sikiöistä voidaan menettää tiineyden aikana. Tiineys voi päättyä myös pentujen luomiseen. Esimerkiksi jänisten sikiöiden selviytymistä on tutkittu syntyneiden jälkeläisten ja implantoituneiden alkioden suhteena, ja sen periytymisasteeksi on saatu 0,24 (95 % uskottavuusalue 0,10 – 0,38) (Laborda ym. 2012).

Kohdun kapasiteetti voi olla ovuloituvien munasolujen määrää rajoittavampi tekijä pentuekoolle. Jänisten (Laborda ym. 2012) sikiöiden selviytymisen on todettu olevan geneettisesti negatiivisesti korreloitunut ovuloituvien munasolujen määrän kanssa.

Wierzbickin ym. (2004) arvion mukaan sinikettujen tiineyden pituuden periytymisaste on 0,086. Sikojen tiineyden pituuden periytymisasteet ovat korkeampia, rodusta riippuen 0,25 – 0,37 (Serenius ym. 2004).

Taulukko 2. Tiinehtyvyyden ja tiineyden aikaisten pentutulosominaisuuksien periytymisasteita ( $h^2$ ) keskivirheineen (SE). n = otoskoko.

Ominaisuus	Eläin	n	$h^2 \pm SE$	Tutkimus
Tiinehtyvyys	Sinikettu	29 769	$0,029 \pm 0,01$	Koivula ym. 2009
Kiinnittyneiden alkioden määrä	Jänis	1 477	0,11	Laborda ym. 2012
Alkioden selviytyminen	Jänis	1 477	0,09	Laborda ym. 2012
Sikiöiden selviytyminen	Jänis	1 477	0,24	Laborda ym. 2012
Tiineyden pituus	Sinikettu	5 829	$0,09 \pm 0,04$	Wierzbicki 2004
Tiineyden pituus	Sika	3 282	$0,25 \pm 0,04$	Serenius ym. 2004
Tiineyden pituus	Sika	2 810	$0,37 \pm 0,05$	Serenius ym. 2004

#### 2.1.4 Penikointi

Sinikettujen penikointihuippu ajoittuu kesäkuun alkuun ja hopeakettujen toukokuun alkuun (Hernesniemi & Blomstedt 2000). Koivula ym. (2009) ovat tutkineet sinikettujen penikoinnin onnistumista, ja vähintään yhden pennun vieroittaneiden emien penikoinnit katsotaan onnistuneiksi. Penikointi katsotaan epäonnistuneeksi, mikäli kolmen viikon kuluttua penikoinnista yhtään pentua ei ole jäljellä. Ominaisuuden periytymisaste on saman tutkimuksen mukaan 0,049 (taulukko 3).

Sinikettupentueet ovat keskimäärin hopeakettupentueita suurempia. Koska Suomessa pentuekokoa ei lasketa heti penikoinnin jälkeen, tarkkaa arviota keskimääräisistä syntyneiden pentujen lukumäärästä ei ole. Wierzbickin (2004) tutkimuksessa sinikettujen syntyneiden pentujen määrän periytymisaste on 0,21. Sikojen syntyneiden porsaiden määrää on tutkittu melko paljon, ja ominaisuus on jaettu elävänä ja kuolleina syntyneiden porsaiden määrään (esim. Serenius ym. 2004). Sekä syntyneiden että kuolleiden porsaiden määrän periytymisasteiden arviot vaihtelevat 0,10 molemmin puolin.

Taulukko 3. Penikointiin ja syntyneiden määrään liittyvien ominaisuuksien periytymisasteita ( $h^2$ ) keskivirheineen (SE). n = otoskoko.

Ominaisuus	Eläin	n	$h^2 \pm SE$	Tutkimus
Ikä 1. penikoinnissa	Sinikettu	5 829	$0,13 \pm 0,03$	Wierzbicki 2004
Penikoinnin onnistuminen	Sinikettu	29 049	$0,049 \pm 0,01$	Koivula ym. 2009
Syntyneiden määrä	Sinikettu	5 829	$0,21 \pm 0,001$	Wierzbicki 2004
Syntyneiden määrä	Jänis	1 477	0,07	Laborda ym. 2012
Syntyneiden määrä	Sika	11 329	$0,11 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Syntyneiden määrä	Sika	8 352	$0,11 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Elävänä syntyneiden määrä	Sika	11 329	$0,09 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Elävänä syntyneiden määrä	Sika	8 352	$0,10 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Kuolleena syntyneiden määrä	Sika	11 329	$0,12 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Kuolleena syntyneiden määrä	Sika	8 352	$0,05 \pm 0,01$	Serenius ym. 2004
Kuolleena syntyneiden osuus, %	Sika	11 329	$0,11 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Kuolleena syntyneiden osuus, %	Sika	8 352	$0,05 \pm 0,01$	Serenius ym. 2004

### 2.1.5 Pentujen kasvu

Pentujen kasvuun penikoinnin ja vieroituksen välillä vaikuttaa sekä emän hoitokyky että pennun oma elinvoima. Pennun elinvoimaan vaikuttaa emän ohella pentueen isän suora geneettinen vaikutus. Myös pentueen koko vaikuttaa pentujen kasvuun: suurten pentueiden pennut kasvavat hitaammin kuin pienten pentueiden pennut, ja pentuekoon sekä pentujen elinvoiman välillä on negatiivinen korrelaatio (Ahlstrøm ym. 2000, Ilukha ym. 2002). Sioilla yhtenä porsastulosta kuvaavana ominaisuutena onkin ollut pahnuekoon lisäksi pahnueen kokonaispaino, joka ottaa huomioon porsaiden lukumäärän lisäksi niiden koon. Sinikettujen pentuekoon 2 – 3 viikon iässä periytymisaste vaihtelee 0,04:stä 0,10:een riippuen emän iästä (Peura 2004, Peura ym. 2007, Koivula ym. 2009) (taulukko 4).

Osa jälkeläisistä kuolee syntymän ja vieroituksen välillä. Pentukuolleisuus liittyy sekä eläinten hyvinvointiin että tuottajan talouteen. Jotta kuolleisuudesta saataisiin tietoa, tulisi laskea sekä syntyneiden että vieroitettujen pentujen määrä. Suomessa näin ei kuitenkaan tehdä, ja sinikettujen sekä hopeakettujen pentukuolleisuudesta on vähän tietoa. Kuolleisuus voidaan ilmoittaa joko kuolleiden pentujen määränä tai osuutena syntyneiden pentujen määrästä.

Wierzbickin (2004) arvio sinikettujen kuolleiden pentujen määrän periytymisasteelle on 0,205. Wierzbickin tutkimus on tiettävästi ainoa sinikettujen ja hopeakettujen pentukuolleisuuden perinnölliseen taustaan liittyvä tutkimus. Sioilla porsaskuolleisuutta syntymän ja vieroituksen välillä on tutkittu enemmän, ja Alonso-Spilsburyn (2007) katsauksen mukaan porsaskuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet vaihtelevat 0,10:stä 0,25:een. Esimerkiksi Sereniuksen ym. (2004) arvio kuolleiden porsaiden määrän ja kuolleisuusprosentin periytymisasteille on tätä matalampi; maa-  
tiaisrotuisilla 0,07 ja yorkshire-rotuisilla 0,03 – 0,04.

Taulukko 4. 2 – 3 viikon iän pentulukumäärien ja pentukuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteita ( $h^2$ ) keskivirheineen (SE). n = otoskoko.

Ominaisuus	Eläin	n	$h^2 \pm SE$	Tutkimus
Pentujen määrä 2-3 vkon iässä, 1 v	Sinikettu	26 197	$0,10 \pm 0,01$	Peura 2004
Pentujen määrä 2-3 vkon iässä, $\geq 2$ v	Sinikettu	25 006	$0,07 \pm 0,01$	Peura 2004
Pentujen määrä 3 vkon iässä, 1 v	Sinikettu	3 623	$0,10 \pm 0,03$	Peura ym. 2007
Pentujen määrä 3 vkon iässä, 2 v	Sinikettu	1 806	$0,06 \pm 0,04$	Peura ym. 2007
Pentujen määrä 2-3 vkon iässä, 1 v	Sinikettu	18 687	$0,077 \pm 0,01$	Koivula ym. 2009
Pentujen määrä 2 vkon iässä, 1 v	Minkki	22 700	$0,13 \pm 0,011$	Koivula ym. 2010
Pentujen määrä 2 vkon iässä, 2 v	Minkki	11 765	$0,15 \pm 0,016$	Koivula ym. 2010
Kuolleiden määrä	Sinikettu	5 829	$0,08 \pm 0,005$	Wierzbicki 2004
Kuolleiden määrä	Sika	11 329	$0,07 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Kuolleiden määrä	Sika	8 352	$0,03 \pm 0,01$	Serenius ym. 2004
Kuolleisuus (%)	Sika	11 329	$0,07 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Kuolleisuus (%)	Sika	8 352	$0,04 \pm 0,01$	Serenius ym. 2004

### 2.1.6 Vieroitus

Siniketun ja hopeaketun pennut vieroitetaan noin 8 viikon iässä (Rekilä ym. 2005). Vieroitettujen pentujen määrä on parhaiten emän pentutulosta kuvaava ominaisuus. Sinikettujen vieroitettujen pentujen määrän periytymisasteeksi on saatu 0,25 (Wierzbicki 2004), kun taas pennun vieroituspainolle ei saatu nollasta poikkeavaa periytymisasteen arviota (taulukko 5). Sikojen vieroitettujen porsaiden määrän periytymisasteet ovat matalampia, esimerkiksi Sereniuksen ym. (2004) tutkimuksessa 0,07 – 0,08.

Taulukko 5. Vieroitukseen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteita ( $h^2$ ) keskivirheineen (SE). n = otoskoko.

Ominaisuus	Eläin	n	$h^2 \pm SE$	Tutkimus
Pennun paino vieroituksessa	Sinikettu	5 829	$0,03 \pm 0,06$	Wierzbicki 2004
Vieroitettujen määrä	Sinikettu	5 829	$0,25 \pm 0,03$	Wierzbicki 2004
Vieroitettujen määrä	Sika	11 329	$0,07 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004
Vieroitettujen määrä	Sika	8 352	$0,08 \pm 0,02$	Serenius ym. 2004



### 2.1.7 Emän kestävyys

Turkiksesta saatava taloudellinen tulos realisoituu kerran eläimen elinai- kana – toisin kuin pentutuotos, joka voi parhaimmillaan realisoitua usean vuoden ajan. Siitoseläimen kestävyys onkin taloudellisesti hyvin merkittävä ominaisuus. Tärkeä vaihe siitoseläimen kestävyiden kannalta on sen selviä- minen ensimmäisen penikoinnin jälkeen seuraavalle penikointikaudelle. Si- nikettujen ja hopeakettujen kestävyttä ei ole juurikaan tutkittu.

Sikojen kestävyteen liittyvien ominaisuuksien perinnöllistä taustaa on tut- kittu runsaasti. Kestävyteen liittyviä ominaisuuksia ovat esimerkiksi ema- kon tuotannollisen elämän pituus ensimmäisestä siemennyksestä tai porsimisesta eteenpäin ja parituskausien kokonaismäärä (mm. Mészáros ym. 2010, Sevón-Aimonen & Uimari 2013).

Emakon kestävyttä voidaan arvioida myös sen elinikäisen tuottavuuden pe- rusteella; esimerkiksi sen koko elämän aikana synnyttämien porsaiden mää- ränä, syntyneiden elävien porsaiden määränä ja vieroitettujen porsaiden määränä. Sevón-Aimosen & Uimarin (2013) tutkimuksessa porsastuotantoon liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet vaihtelevat 0,08:sta 0,11:een (taulukko 6).

Emakon synnyttämien porsaiden kuolleisuutta sen eliniän aikana on tutkittu sekä kuolleina syntyneiden tai ennen vieroitusta kuolleiden porsaiden mää- ränä että prosentuaalisena osuutena. Sevón-Aimosen & Uimarin (2013) tut- kimuksessa elinikäiseen porsaskuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet vaihtelevat 0,06:sta 0,12:een.

Taulukko 6. Emän kestävyteen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteita ( $h^2$ ) keskivirheineen (SE). n = otoskoko.

Ominaisuus	Eläin	n	$h^2 \pm SE$	Tutkimus
Tuotannollinen elinikä (d)	Sika	12319	$0,077 \pm 0,01$	Mészáros ym. 2010
Tuotannollinen elinikä (d)	Sika	9833	$0,049 \pm 0,02$	Mészáros ym. 2010
Tuotannollinen elinikä (d)	Sika	29 802	$0,08 \pm 0,01$	Sevón-Aimonen & Uimari 2013
Tuotannollinen elinikä (d)	Sika	25 802	$0,10 \pm 0,01$	Sevón-Aimonen & Uimari 2013
Parituskausien kokonaismäärä	Sika	29 805	$0,08 \pm 0,01$	Sevón-Aimonen & Uimari 2013
Parituskausien kokonaismäärä	Sika	25 007	$0,10 \pm 0,01$	Sevón-Aimonen & Uimari 2013

## 2.2 Pentutulosominaisuuksien ja muiden ominaisuuksien yhteisvaihtelu

### 2.2.1 Eläimen koko

Lihavuuden yhteys turkiseläinten heikompaan hedelmällisyyteen on osoitettu useissa sinikettujen ja minkkien hedelmällisyyttä koskevissa tutkimuksissa (mm. Peura ym. 2007, Koivula ym. 2009, Koivula ym. 2010). Suuren koon suosiminen jalostuksessa johtaa toisaalta suurempiin nahkoihin ja täten korkeampaan nahkan myyntihintaan, mutta myös lihavuuden yleistymiseen. Lihavuus on suuri ongelma erityisesti siniketuilla, joiden koko on kasvanut jalostuksen seurauksena huomattavasti. Lihavuutta ei kuitenkaan oteta huomioon eläimen koon jalostusarvostelussa (Peura ym. 2007), ja lihavuus taas on negatiivisesti korreloitunut pentuekoon kanssa. Suuret siniketut jäävät myös todennäköisemmin tyhjiksi tai menettävät kaikki pentunsa ennen vieroitusta (Koivula ym. 2009).

### 2.1.2 Emän käyttäytyminen

Kettujen luottavaisen luonteen jalostus juontaa juurensa Dmitry Belyaevin vuonna 1959 aloittamiin valintakokeisiin, joissa hopeakettuja on valittu kessin käytöksen ja luottavaisuuden perusteella (Trut 1999). Jo varhaisesta vaiheesta asti luottavaisuuden perusteella valittujen kettujen linjassa on

esiintynyt domestikoituneilta eläimiltä tuttuja morfologisia piirteitä, kuten kirjavaa väritystä ja luppakorvia.

Luottavainen käytös on positiivisesti korreloitunut myös hedelmällisyysominaisuuksien kanssa. Kenttämiehen ja Smedsin (2002) mukaan luottavaisten sinikettujen pentutulos on korkeampi. Toisaalta luottavaisuus on negatiivisesti korreloitunut turkin laadun kanssa.

Erityisesti hopeaketuilla esiintyy myös pentuihin kohdistuvaa aggressiivista käyttäytymistä, joka voi johtaa kokonaisten pentueiden menetykseen (Braastad & Bakken 1993).

### **3 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET**

Tutkimuksella on neljä tavoitetta:

1. Selvittää sinikettujen ja hopeakettujen pentutulokseen vaikuttavissa ominaisuuksissa esiintyvän perinnöllisen vaihtelun määrä.
2. Arvioida pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus pentulukumääriin ja pentukuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien vaihtelusta.
3. Analysoida ensimmäisen ja toisen penikointikerran väliset pentulukumäärien ja pentukuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien fenotyyppiset ja geneettiset korrelaatiot.
4. Analysoida pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien väliset geneettiset ja fenotyyppiset korrelaatiot.

## 4 AINEISTO

Aineisto on kerätty norjalaisilta turkistarhoilta vuosina 2013 – 2016 ja koottu Saga Fursin ylläpitämästä turkistuottajien tulosseurantaohjelma WebSamposta. Suomalaisen Saga Fursin yhteistyö norjalaisten kanssa mahdollisti suomalaista tiedonkeruuta kattavamman pentutulosominaisuuksiin liittyvän aineiston hyödyntämisen.

Aineisto koostui sukulaisuustiedostosta (31 834 eläintä), gradeeraustiedostosta (4 610 eläintä), paritustiedostosta (39 367 havaintoa 19 279 eläimestä) ja penikointitiedostosta (31 131 havaintoa 19 119 eläimestä). Sukulaisuustiedostossa oli eläimen syntymätarha, sukupuoli, syntymäaika, isä, emä, tarha, eläinlaji (hopearyhmä, siniryhmä, risteytykset tai tuntematon) ja värityyppi. Sukupuuaineistossa oli 22 655 hopeaketturyhmään ja 9 124 siniketturyhmään kuuluvaa eläintä. Tämän lisäksi aineistossa oli 18 risteytystä ja 37 eläintä, joiden laji ei ollut tiedossa. Gradeeraustiedostossa oli eläimen turkin laatuun, käyttäytymiseen, kuntoluokkaan ja kokoon liittyviä tietoja. Gradeeraustietoja ei voitu käyttää hyväksi tässä tutkimuksessa gradeeraushavaintojen pienen määrän vuoksi. Paritustiedostossa oli parituksen päivämäärä, pentueen isä ja paritustapa (luonnollinen astutus tai keinosiemennys). Penikointitiedostossa oli penikoinnin päivämäärä, penikoinnin onnistuminen (onnistunut penikointi, emä menettänyt kaikki pennut, luonut pentunsa tai jäänyt tyhjäksi), pentujen lukumäärä ensimmäisellä ja toisella laskentakerralla, sekä pentujen sukupuolijakauma. Tietoja sukupuolijakaumasta ei voitu tässä tutkimuksessa käyttää hyväksi havaintojen pienen määrän vuoksi.

Analysoituihin aineistoihin sisällytettiin ensimmäistä kertaa penikoivien 1-vuotiaiden naaraiden pentuehavainnot vuosilta 2013 – 2015. Ensimmäisen penikoinnin jälkeen parhaat emistä tuottavat toisen pentueen. Näiltä 2-vuo-

tiaina paritetuilta emiltä oli toisen penikointikauden pentuehavainnot vuosilta 2014 – 2016. Toisen penikointituloksen analysointiin sisällytettiin vain ne emät, joilta oli ensimmäisen penikointikerran havainnot.

Sekä siniketuissa että hopeaketuissa esiintyy runsaasti eri värityyppejä, joiden eläimet eivät ole sukua toisilleen. Hopeakettuaineistoon sisällytettiin ainoastaan standardityypin eläimet. Sinikettuaineistoon sisällytettiin standardityypin lisäksi myös shadow-värityyppi, sillä sitä risteytetään yleisesti standardityypin kanssa.

Aineistoista poistettiin virheelliset tai puutteelliset havainnot. Mikäli penikointi oli merkitty onnistuneeksi, sekä syntyneiden että vieroitettujen pentujen lukumäärän tuli olla tiedossa. Vieroitettujen pentujen lukumäärän tuli olla pienempi tai yhtä suuri kuin syntyneiden pentujen lukumäärä. Tyhjäksi merkittyjen ja pentunsa ennen aikaisesti luoneiden eläinten sekä syntyneiden että vieroitettujen pentujen lukumäärän tuli olla 0 tai puuttuva. Täysaikasta tiineyttä seuranneen onnistuneen penikoinnin ja vieroituksen välillä kaikki pentunsa menettäneiden eläinten syntyneiden pentujen lukumäärän tuli olla suurempi kuin nolla, ja toisen laskennan pentulukumäärän tuli olla yhtä suuri kuin nolla.

#### **4.1 Siniketut**

Sinikettuaineistossa oli 3 520 ensimmäisen penikoinnin havaintoa vuosilta 2013 – 2015 (taulukko 7). Tarhaajien valitsemilta 1 449 emältä oli myös toisen penikointikerran havainnot vuosilta 2014 – 2016.

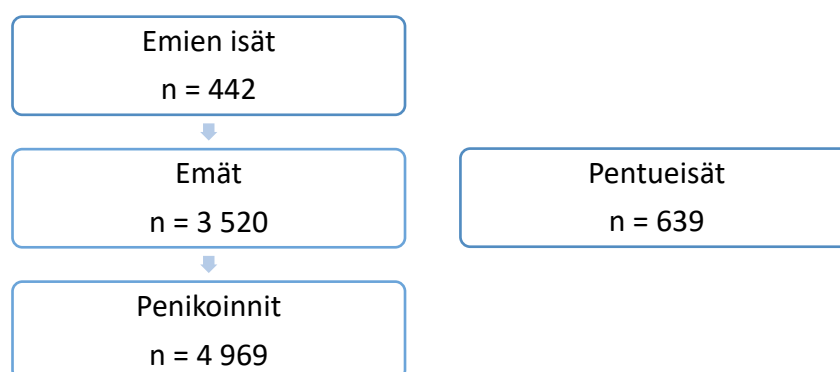
Taulukko 7. Sinikettujen ensimmäisen ja toisen penikointikauden havaintojen jakautuminen eri vuosille.

	2013	2014	2015	2016	Yhteensä
1. penikointi	1 203	1 235	1 082		3 520
2. penikointi		550	618	281	1 449
Yhteensä	1 203	1 785	1 700	281	4 969

valinta

#### 4.1.1 Sinikettujen sukupuoli

Epäinformatiivisten yksilöiden poiston jälkeen sinikettujen sukupuun koko oli yhteensä 6 322 eläintä (kuva 3). Sinikettuumien isiä oli yhteensä 442, ja isää kohti oli keskimäärin 10,8 tytärtä (vaihteluväli 1 – 122). Pentueiden isiä oli yhteensä 639 kappaletta, ja ne olivat keskimäärin 7,8 pentueen isänä (vaihteluväli 1 – 57). Ensimmäisellä penikointikerralla pentueiden isiä oli 518 ja penikointeja pentueisää kohti keskimäärin 6,8 (vaihteluväli 1 – 44).



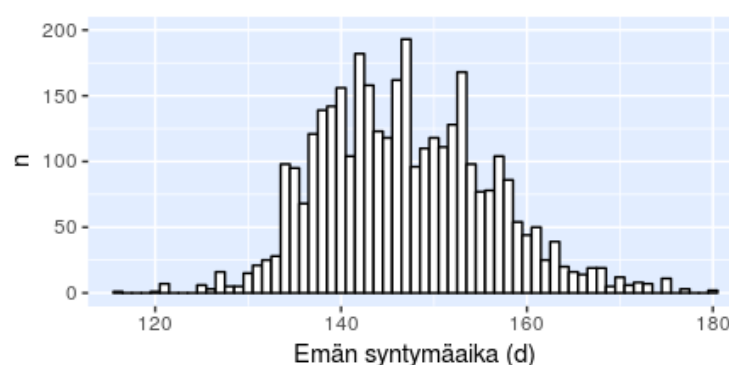
Kuva 3. Sinikettujen emien, emänisien, pentueisien ja penikointien määrä aineistossa.

#### 4.1.2 Sinikettuaineiston kiinteät tekijät

Sinikettuaineiston havainnot olivat yhteensä 25 turkistarhalta. Tarhakoh-  
tainen penikointihavaintojen lukumäärä vaihteli 15 ja 1160 havainnon vä-  
lillä. Lähes neljännes (23 %) havainnoista oli yhdeltä suurelta tilalta. Tarhaa  
kohti oli keskimäärin 199 penikointia (mediaani 146 penikointia).

Saman penikointikerran sisällä kaikki emät olivat samaa ikäluokkaa – en-  
simmäinen penikointikerta ajoittui emien 1-vuotiskeväälle, ja toinen peni-  
kointikerta ajoittui vastaavasti 2-vuotiskeväälle. Emän tarkka syntymäaika  
määritettiin päivinä (d) vuoden alusta ja oli 116 – 180 d (keskiarvo 147 d)  
(kuva 4). Tilastollisia analyyseja varten tämä jaettiin neljään luokkaan (n =  
lukumäärä):

1	< 141 d	n = 1 392
2	141 – 148 d	n = 1 632
3	149 – 156 d	n = 1 204
4	> 156 d	n = 741



Kuva 4. Sinikettuemien syntymäaika päivinä vuoden alusta.

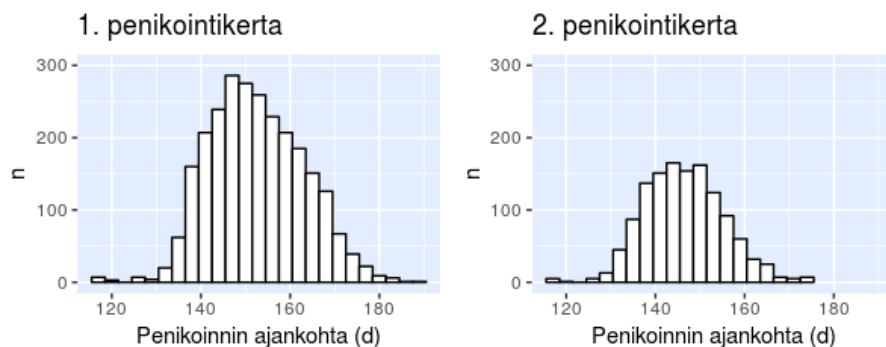
Emät oli hedelmöitetty joko luonnollisella astutuksella tai keinosiementä-  
mällä. Sekä ensimmäisessä että toisessa penikoinnissa noin 90 %:ssa pari-  
tuksia hedelmöitystapa oli keinosiemennys.

Osa emistä siemennettiin samaan kiimaan useamman kerran. Suurimmassa osassa hedelmöityksiä (83 %) emät siemennettiin yhden kerran samaan kiimaan. Siemennyskertojen määrä jaettiin kolmeen luokkaan:

1	yksi siemennyskerta	n = 4 135
2	kaksi siemennyskertaa	n = 700
3	vähintään kolme siemennyskertaa	n = 134

Sinikettuumien penikoinnin ajankohta oli 116 – 190 päivää vuoden alusta (kuva 5). Penikointikausi alkoi huhtikuun lopussa ja päättyi heinäkuun alkupuolella. Keskimääräinen penikoinnin ajankohta koko aineistossa oli kesäkuun alussa eli 152 päivää vuoden alusta. Keskimääräinen ensimmäisen penikoinnin ajankohta oli noin kuusi päivää myöhemmin kuin toisen penikoinnin ajankohta, samassa järjestyksessä keskimäärin 146,5 ja 152,5 päivää vuoden alusta. Tilastollisia analyyseja varten penikoinnin ajankohta jaettiin neljään luokkaan samalla jaolla kuin emän syntymäaika:

1	< 141 d	n = 664
2	141 – 148 d	n = 1 094
3	149 – 156 d	n = 1 048
4	> 156 d	n = 1 043



Kuva 5. Sinikettujen ensimmäisen ja toisen penikoinnin ajankohta päivinä vuoden alusta.



## 4.2 Hopeaketut

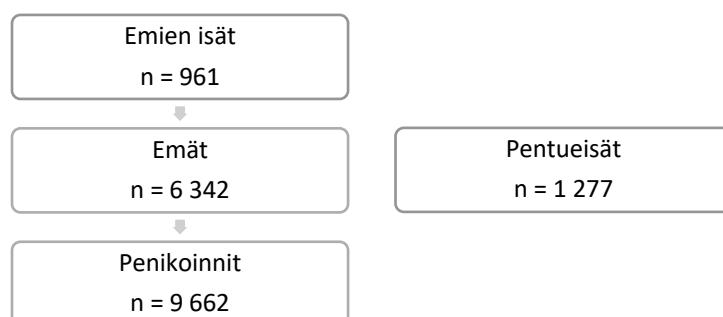
Hopeakettuaineistossa oli 6 342 ensimmäisen penikoinnin havaintoa vuosilta 2013 – 2015 (taulukko 8). Tarhaajien valitsemilta 3 320 emältä oli myös toisen penikointikerran havainnot vuosilta 2014 – 2016.

Taulukko 8. Hopeakettujen ensimmäisen ja toisen penikointikauden havaintojen jakautuminen eri vuosille.

	2013	2014	2015	2016	Yhteensä
1. penikointi	2 483	2 178	1 681		6 342
2. penikointi		1 556	1 040	724	3 320
Yhteensä	2 483	3 734	2 721	724	9 662

### 4.2.1 Hopeakettujen sukupuoli

Epäinformatiivisten yksilöiden poiston jälkeen hopeakettujen sukupuun koko oli yhteensä 14 092 eläintä (kuva 6). Hopeakettuemien isiä oli yhteensä 961, ja isää kohti oli keskimäärin 9,7 tytärtä (vaihteluväli 1 – 120). Pentueiden isiä oli yhteensä 1 277, ja ne olivat keskimäärin 7,6 pentueen isänä (vaihteluväli 1 – 77). Ensimmäisellä penikointikerralla pentueiden isiä oli 1042 ja penikointeja pentueisää kohti keskimäärin 6,1 (vaihteluväli 1 – 58).

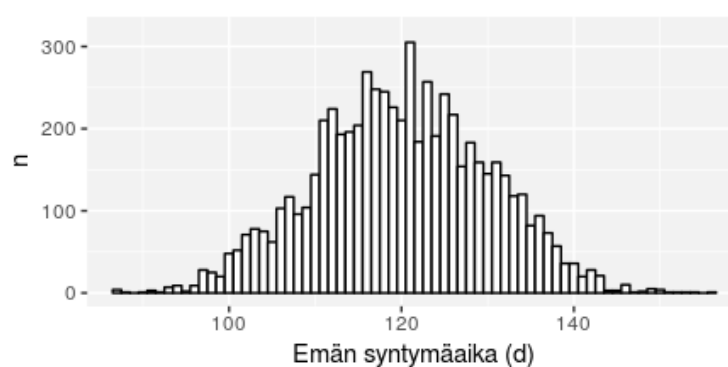


Kuva 6. Hopeakettujen emien, emänisien, pentueisien ja penikointien määrä aineistossa.

#### 4.2.2 Hopeakettuaineiston kiinteät tekijät

Hopeakettuaineiston havainnot olivat yhteensä 40 turkistarhalta (kuva 7). Tarhakohtainen penikointihavaintojen lukumäärä vaihteli 1 ja 693 havainnon välillä. Tarhaa kohti oli keskimäärin 242 penikointia. Hopeakettuemien syntymäaika oli 87 – 156 päivää vuoden alusta (keskiarvo 120 d) (kuva 7). Tilastollisia analyyseja varten nämä jaettiin neljään luokkaan:

1	< 115 d	n = 2 867
2	115 – 123 d	n = 3 302
3	124 – 132 d	n = 2 415
4	> 132 d	n = 1 078

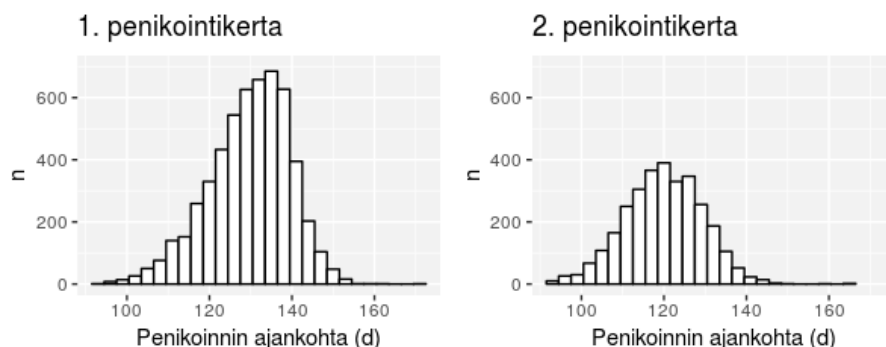


Kuva 7. Hopeakettuemien syntymäaika päivinä vuoden alusta.

Sekä ensimmäisessä että toisessa penikoinnissa noin 90 %:ssa parituksia hedelmöitystapa oli keinosiemennys. Kuten siniketuistakin, myös suurin osa hopeakettuemistä siemennettiin yhden kerran samaan kiimaan. Ensimmäisessä penikoinnissa 5 027 emää siemennettiin yhden kerran, 1 126 emää kaksi kertaa ja 189 emää vähintään kolme kertaa. Toisen penikointikerran vastaavat arvot olivat 2 498, 733 ja 89.

Hopeakettujen penikoinnin ajankohta oli 92 – 172 päivää vuoden alusta (kuva 8). Penikointikausi alkoi huhtikuun alussa ja päättyi kesäkuun loppupuolella. Penikointihuippu oli toukokuun alussa. Keskimääräinen penikoinnin ajankohta koko aineistossa oli 126 päivää vuoden alusta. Myös hopeakettujen ensimmäisen ja toisen penikoinnin ajankohdissa oli eroa: keskimääräinen ensimmäisen penikoinnin ajankohta oli 130 päivää vuoden alusta, kun taas toisen penikoinnin keskimääräinen ajankohta oli 120 päivää vuoden alusta. Penikoinnin ajankohta jakautui luokkiin seuraavasti:

1	< 115 d	n = 1 261
2	115 – 123 d	n = 2 001
3	124 – 132 d	n = 2 644
4	> 132 d	n = 2 531



Kuva 8. Hopeakettujen ensimmäisen ja toisen penikoinnin ajankohta päivinä vuoden alusta

### 4.3 Pentutulokseen liittyvät ominaisuudet

Tutkimuksessa tarkasteltiin kuutta hedelmällisyyteen ja pentutulokseen liittyvää ominaisuutta, jotka jaettiin kahteen ominaisuusryhmään. Kaikkia tutkimuksessa tarkasteltuja ominaisuuksia käsiteltiin emän ominaisuuksina.

Ryhmä I:n ominaisuudet liittyvät eläimen sukukypsyyssikään ja tiinehtymiseen:

1. ikä 1. siemennyksessä; ja
2. tiinehtyvyys.

Ryhmä II:n ominaisuudet ovat luonteeltaan jatkuvia ja liittyvät pentujen lukumäärään sekä pentukuolleisuuteen:

3. syntyneiden pentujen määrä;
4. vieroitettujen pentujen määrä;
5. kuolleiden pentujen määrä; ja
6. kuolleisuus.

Ikä 1. siemennyksessä on eläimen sukukypsyyssikää kuvaava ominaisuus. Se määritettiin päivinä eläimen syntymäajan ja ensimmäisen siemennyskerran välillä. Tiinehtyvyys on kynnysominaisuus (0 = tyhjä, 1 = tiine), jonka taustalla olevan muuttujan oletettiin olevan normaalisti jakautunut.

Syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrä ovat pentulukumäärää kuvaavia ominaisuuksia. Aineistossa pentujen määrä ensimmäisellä laskentakerralla oletettiin syntyneiden pentujen määräksi, ja vastaavasti pentujen määrä toisella laskentakerralla oletettiin vieroitettujen pentujen määräksi.

Kuolleiden pentujen määrä määritettiin syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrän erotuksena, kun taas kuolleisuus määritettiin kuolleiden ja syntyneiden pentujen määrän suhteena:

*Kuolleiden pentujen määrä*

*= Syntyneiden pentujen määrä – Vieroitettujen pentujen määrä*

$$\text{Kuolleisuus} = \frac{\text{Kuolleiden pentujen määrä}}{\text{Syntyneiden pentujen määrä}}$$

## 5 MENETELMÄT

Aineiston käsittely ja kaikki tilastolliset analyysit tehtiin R-ohjelmointiympäristössä (R Core Team, 2015). Tutkimuksessa käytettiin R:n versiota 3.2.2.

### 5.1 Sukupuun käsittely ja sukusiitosasteiden arviointi

Sukupuuaaineistoon jätettiin vain ne eläimet, joilta oli havainto tutkituista ominaisuuksista ja näiden eläinten sukulaiset. Tämä karsinta tehtiin MCMCglmm-ohjelmaan (Hadfield 2010) kuuluvalla prunePed-funktiolla. Tämän jälkeen sukupuoli järjestettiin siten että vanhemmat tulivat ennen jälkeläisiä, ja tarvittaessa kantavanhempien perustajayksilöt (ne joilta ei enää tunneta vanhempia) lisättiin sukupuuhun MasterBayes-ohjelmalla (Hadfield ym. 2009).

Sukusiitosasteet ja niiden laskemiseen käytettyjen sukupolvien määrä arviointiin R-ohjelmalla pedigree (Coster 2013).

## 5.2 Kiinteiden tekijöiden vaikutuksen analysointi

Kiinteiden tekijöiden vaikutus ikään 1. siemennyksessä ja tiinehtyvyyteen analysoitiin mallilla

$$y_{ijklm} = \mu + \text{tarha-vuosi}_i + \text{hedelmöitystapa}_j + \text{siemennysten määrä}_k + \\ \text{emän syntymäaika}_l + b \text{ sukusiitosaste}_m + \varepsilon_{ijklm}$$

jossa  $y$  on pentutulokseen liittyvää ominaisuutta kuvaava muuttuja,  $\mu$  on yleiskeskisarvo ja  $\varepsilon$  on jäännöspoikkeama, jonka oletettiin noudattavan normaalijakaumaa. Kiinteät tekijät olivat luokkamuuttujia lukuun ottamatta sukusiitosastetta, joka oli regressiomuuttuja ( $b$  on regressiokerroin).

Kiinteiden tekijöiden vaikutus syntyneiden pentujen, vieroitettujen pentujen ja kuolleiden pentujen määrään sekä kuolleisuuteen analysoitiin mallilla, jossa oli mukana myös penikointiaika:

$$y_{ijklmn} = \mu + \text{tarha-vuosi}_i + \text{hedelmöitystapa}_j + \text{siemennysten määrä}_k + \\ \text{emän syntymäaika}_l + \text{penikointiaika}_m + b \text{ sukusiitosaste}_n + \varepsilon_{ijklmn}$$

Tiinehtyvyys on kynnysominaisuus, jonka taustalla olevan muuttujan oletettiin olevan normaalisti jakautunut. Havaintojen analyysissä käytettiin sen takia epälineaarista probit-mallia (Finney 1952), ja tekijöiden tilastollinen testaus tehtiin  $\chi^2$ -testin avulla. Mallin sovitus tehtiin R:n ohjelmalla glm. Malliin sisällytettyjen tekijöiden  $\chi^2$ -testissä otettiin kunkin kohdalla huomioon kaikkien muiden mallissa olevien tekijöiden vaikutus ominaisuuden vaihteluun. Tämä vaihe analyysistä tehtiin R-ohjelmaan lme4 kuuluvalla funktiolla drop1.

Muut ominaisuudet olivat luonteeltaan jatkuvia, ja niihin vaikuttavien kiinteiden tekijöiden analyyseissa käytettiin ANOVA:n F-testiä (oletus että jäännöspoikkeamat ovat normaalisti jakautuneita). Mallien sovitus ja F-testit tehtiin R-ohjelmilla aov ja funktiolla drop1.

Tilastollisesti merkitseviksi todettujen kiinteiden tekijöiden alaluokkien vaikutusta voidaan esittää estimoitujen marginaalikeskiarvojen (tai keskiarvojen pienimmän neliösumman arvioina) avulla (Lenth 2018). Alaluokkien vaikutuksille suoritettiin parittainen vertailu Tukeyn testin avulla. Sekä alaluokkien vaikutusten arviointi että niiden parittainen vertailu suoritettiin R-ohjelman emmeans (Lenth 2018) avulla.

### 5.3 Tilastolliset mallit varianssikomponenttien estimointiin

Sinikettujen ja hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien arvioinnissa käytetyt tilastolliset mallit olivat kiinteitä tekijöitä lukuun ottamatta yhteneväiset molemmille eläinlajeille, ja esitellään luvuissa 5.3.1 – 5.3.4.

#### 5.3.1 Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien perinnöllisen vaihtelun arviointi

**Tiinehtyvyys** analysoitiin lineaarisena ominaisuutena isämallilla, koska 0/1-ominaisuuden analysointiin eläinmallitasolla olisi käytettävä epälineaarista mallia. Tilastollinen isämalli oli havaintojoukolle

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{s} + \mathbf{e}$$

jossa  $\mathbf{y}$  on tiinehtymishavaintojen vektori,  $\mathbf{b}$  kiinteiden tekijöiden vektori,  $\mathbf{s}$  additiivisten geneettisten isävaikutusten vektori,  $\mathbf{X}$  ja  $\mathbf{Z}$  matriiseja, jotka yhdistävät vektorien  $\mathbf{b}$  ja  $\mathbf{s}$  alaluokat havaintoihin  $\mathbf{y}$ , ja  $\mathbf{e}$  jäännöspoikkeamien vektori.

Satunnaistekijöiden  $\mathbf{s}$  ja  $\mathbf{e}$  odotusarvo ja varianssi ovat:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{s} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{s} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_s^2 \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \sigma_e^2 \mathbf{I} \end{bmatrix}$$

jossa  $\sigma_s^2$  on isistä johtuva varianssi,  $\sigma_e^2$  jäännösvarienssi,  $\mathbf{A}$  isien välinen sukulaisuusmatriisi ja  $\mathbf{I}$  identiteettimatriisi. Satunnaistekijöiden oletetaan noudattavan normaali jakaumaa.

Isämallista saatu kategorisen havaintoasteikon periytymisaste  $h_{0/1}^2$  laskettiin kaavalla:

$$h_{0/1}^2 = \frac{4\sigma_s^2}{\sigma_s^2 + \sigma_e^2}$$

Havaintojen 0/1-asteikolta päästään taustamuuttujan jatkuvan asteikon periytymisasteen arvioon kaavalla (Dempster & Lerner, 1950)

$$h^2 = \frac{h_{0/1}^2 p(1-p)}{z^2}$$

jossa  $p$  on tyhjiksi jääneiden naaraiden insidenssi populaatiossa, ja  $z$  on taustamuuttujan standardoidun normaali jakauman tiheysfunktion osuutta  $p$  vastaava arvo.

**Syntyneiden pentujen määrä, vieroitettujen pentujen määrä, kuolleiden pentujen määrä ja kuolleisuus** analysoitiin eläinmallilla:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Za} + \mathbf{e}$$

jossa  $\mathbf{y}$  on pentulukumäärään tai kuolleisuuteen liittyvien havaintojen vektori, ja  $\mathbf{a}$  on additiivisten geneettisten vaikutusten vektori.

Satunnaistekijöiden  $\mathbf{a}$  ja  $\mathbf{e}$  odotusarvo ja varianssi ovat:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \sigma_e^2 \mathbf{I} \end{bmatrix}$$



jossa  $\sigma_a^2$  on additiivinen geneettinen varianssi, ja  $\mathbf{A}$  on eläinten välinen sukulaisuusmatriisi.

Periytymisaste  $h^2$  laskettiin kaavalla:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_e^2}$$

**Ikä 1. siemennyksessä** analysoitiin eläinmallilla, jossa oli satunnaistekijänä eläimen lisäksi se pentue, johon emä oli alkuaan syntynyt (yhteinen pentueympäristö):

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Za} + \mathbf{Wc} + \mathbf{e}$$

jossa  $\mathbf{y}$  on iän 1. siemennyksessä havaintojen vektori, ja edellisten lisäksi  $\mathbf{c}$  on yhteisen pentueympäristön vaikutusten vektori, ja  $\mathbf{W}$  on matriisi joka yhdistää vektorin  $\mathbf{c}$  alaluokat havaintoihin.

Satunnaistekijöiden  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{c}$  ja  $\mathbf{e}$  odotusarvo ja varianssi ovat:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{ja} \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 \mathbf{A} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \sigma_c^2 \mathbf{I} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \sigma_e^2 \mathbf{I} \end{bmatrix}$$

jossa  $\sigma_c^2$  on yhteisestä pentueympäristöstä johtuva varianssi, ja  $\mathbf{A}$  on eläinten välinen sukulaisuusmatriisi. Myös  $\mathbf{c}$ :n odotetaan noudattavan normaalijakaumaa.

Periytymisaste  $h^2$  ja yhteisestä pentueympäristöstä johtuva vaihtelu  $c^2$  laskettiin kaavoilla:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2} \quad \text{ja} \quad c^2 = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2}$$

### 5.3.2 Pentueisän vaikutus pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin

Pentueisän vaikutus syntyneiden pentujen määrään, vieroitettujen pentujen määrään, kuolleiden pentujen määrään ja kuolleisuuteen analysoitiin eläinmallilla, jossa oli mukana myös pentueisän sukupuoli:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\mathbf{b} + \mathbf{Z}\mathbf{a} + \mathbf{W}\mathbf{s}_l + \mathbf{e}$$

jossa  $\mathbf{y}$  on tutkittavan ominaisuuden ensimmäisen ja toisen penikoinnin havaintojen vektori,  $\mathbf{s}_l$  on pentueisästä johtuvien geneettisten vaikutusten vektori, ja  $\mathbf{W}$  on matriisi joka yhdistää vektorin  $\mathbf{s}_l$  elementit havaintoihin.

Satunnaistekijöiden  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{c}_{ss}$  ja  $\mathbf{e}$  odotusarvo ja varianssi ovat:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{s}_l \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{ja} \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{s}_l \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_a^2 \mathbf{A} & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \sigma_{sl}^2 \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \sigma_e^2 \mathbf{I} \end{bmatrix}$$

jossa  $\sigma_{sl}^2$  on yhteisestä pentueympäristöstä johtuva varianssi.

Periytymisaste  $h^2$  ja pentueisästä johtuva vaihtelu  $h_s^2$  laskettiin kaavoilla:

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma_{sl}^2 + \sigma_e^2} \quad \text{ja} \quad h_s^2 = \frac{\sigma_{sl}^2}{\sigma_a^2 + \sigma_{sl}^2 + \sigma_e^2}$$

### 5.3.3 Pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikoinnin yhteisvaihtelun arviointi

Syntyneiden pentujen määrän, vieroitettujen pentujen määrän, kuolleiden pentujen määrän ja kuolleisuuden ensimmäisen ja toisen penikoinnin korrelaatiot arvioitiin kahden ominaisuuden eläinmallilla. Havaintojen vektorissa

$\mathbf{y}$  on nyt kahden ominaisuuden havainnot. Ominaisuudelle 1 malli voidaan kirjoittaa

$$\mathbf{y}_1 = \mathbf{X}_1 \mathbf{b}_1 + \mathbf{Z}_1 \mathbf{a}_1 + \mathbf{e}_1$$

ja ominaisuudelle 2 vastaavasti

$$\mathbf{y}_2 = \mathbf{X}_2 \mathbf{b}_2 + \mathbf{Z}_2 \mathbf{a}_2 + \mathbf{e}_2$$

Satunnaistekijöiden  $\mathbf{a}$  ja  $\mathbf{e}$  odotusarvo ja varianssi ovat:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I} \end{bmatrix}$$

jossa  $\otimes$  on Kronecker-tulon symboli,  $\mathbf{A}$  on eläinten välinen sukulaisuusmatriisi, ja  $\mathbf{G}_0$  sekä  $\mathbf{R}_0$  ovat vastaavasti vektorien  $\mathbf{a}$  ja  $\mathbf{e}$  (ko)varianssimatriiseja:

$$\mathbf{G}_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{a_1}^2 & \sigma_{a_{12}} \\ \sigma_{a_{12}} & \sigma_{a_2}^2 \end{bmatrix} \quad \mathbf{R}_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{e_1}^2 & \sigma_{e_{12}} \\ \sigma_{e_{12}} & \sigma_{e_2}^2 \end{bmatrix}$$

jossa  $\sigma_{a_{12}}$  on ominaisuuksien 1 ja 2 additiivinen geneettinen kovarianssi,  $\sigma_{a_1}^2$  sekä  $\sigma_{a_2}^2$  ovat ominaisuuksien 1 ja 2 additiiviset geneettiset varianssit,  $\sigma_{e_{12}}$  on ominaisuuksien 1 ja 2 jäännöspoikkeamien kovarianssi, ja  $\sigma_{e_1}^2$  sekä  $\sigma_{e_2}^2$  ovat ominaisuuksien 1 ja 2 jäännöspoikkeamien varianssit.

Molempien penikointikertojen ominaisuuksien periytymisasteet saatiin kuten edellä. Penikointikertojen välillä ominaisuuksien geneettinen korrelaatio  $r_g$  laskettiin kaavalla

$$r_g = \frac{\sigma_{a_{12}}}{\sqrt{\sigma_{a_1}^2 \sigma_{a_2}^2}}$$

Ympäristökorrelaatio  $r_e$  laskettiin kaavalla

$$r_e = \frac{\sigma_{e_{12}}}{\sqrt{\sigma_{e_1}^2 \sigma_{e_2}^2}}$$

Fenotyyppinen korrelaatio  $r_p$  laskettiin kaavalla

$$r_p = r_g \sqrt{h_1^2 h_2^2} + r_e \sqrt{(1 - h_1^2)(1 - h_2^2)}$$

jossa  $h_1^2$  on ominaisuuden 1 periytymisaste, ja  $h_2^2$  on ominaisuuden 2 periytymisaste.

#### 5.3.4 Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien yhteisvaihtelun arviointi

Syntyneiden pentujen määrän, vieroitettujen pentujen määrän, kuolleiden pentujen määrän ja kuolleisuuden korrelaatiot arvioitiin niinikään kahden ominaisuuden eläinmallilla.

Mikäli ominaisuusparin toinen ominaisuus oli ikä 1. siemennyksessä, molempien ominaisuuksien tilastollisessa mallissa oli satunnaistekijänä eläimen lisäksi pentue, johon emä oli syntynyt:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Za} + \mathbf{Wc} + \mathbf{e}$$

Satunnaistekijöiden  $\mathbf{a}$ ,  $\mathbf{c}$  ja  $\mathbf{e}$  odotusarvot ja varianssit ovat:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} \quad var \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A} & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{C}_0 \otimes \mathbf{I} & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I} \end{bmatrix}$$

jossa  $\mathbf{A}$  on eläinten välinen sukulaisuusmatriisi, ja  $\mathbf{C}_0$  on vektorin  $\mathbf{c}$  (ko)vari-  
anssimatriisi:

$$\mathbf{C}_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{c_1}^2 & \sigma_{c_{12}} \\ \sigma_{c_{12}} & \sigma_{c_2}^2 \end{bmatrix}$$

jossa  $\sigma_{c_{12}}$  on ominaisuuksien 1 ja 2 yhteisen pentueympäristön kovarianssi, ja  $\sigma_{c_1}^2$  sekä  $\sigma_{c_2}^2$  ovat ominaisuuksien 1 ja 2 yhteisestä pentueympäristöstä johtuvat varianssit.

Ominaisuudet analysoitiin pareittain jokaisen muun ominaisuuden kanssa, joten kunkin ominaisuuden periytymisasteelle tuli yhteensä 4 estimaattia. Mikäli toisena ominaisuutena oli ikä 1. siemennyksessä, molemmille ominaisuuksille arvioitiin myös pentueympäristöstä johtuvan vaihtelun osuus.

Yhteisen pentueympäristön korrelaatio  $r_c$  laskettiin kaavalla:

$$r_c = \frac{\sigma_{c_{12}}}{\sqrt{\sigma_{c_1}^2 \sigma_{c_2}^2}}$$

Fenotyyppinen korrelaatio  $r_p$  laskettiin kaavalla:

$$r_p = r_g \sqrt{h_1^2 h_2^2} + r_c \sqrt{c_1^2 c_2^2} + r_e \sqrt{(1 - h_1^2 - c_1^2)(1 - h_2^2 - c_2^2)}$$

### 5.3.5 Tilastollisiin malleihin sisällytetyt kiinteät tekijät

Varianssikomponenttien estimointia varten malleihin sisällytetyt kiinteät tekijät (taulukot 9 ja 10) valittiin ensisijaisesti niiden vaikutuksen tilastollisen merkitsevyyden perusteella. Tavoitteena oli toisaalta myös valita kiinteät tekijät siten, että mallit olisivat ominaisuuksien kesken mahdollisimman yhteneväisiä.

Taulukko 9. Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien analysointiin sisällytetyt kiinteät tekijät.

	Tarha- vuosi	Paritus- tapa	Paritusten lkm	Syntymä- aika	Penikointi- aika	Suku- siitos
Tiinehtyvyys	•	•	•			
Ikä 1. siemennyksessä	•		•	•		•
Syntyneiden määrä	•		•		•	
Vieroitettujen määrä	•		•		•	
Kuolleiden määrä	•		•		•	
Kuolleisuus	•		•		•	

Taulukko 10. Hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien analysointiin sisällytetyt kiinteät tekijät.

	Tarha- vuosi	Paritus- tapa	Paritusten lkm	Syntymä- aika	Penikointi- aika	Suku- siitos
Tiinehtyvyys	•		•	•		
Ikä 1. siemennyksessä	•	•	•	•		
Syntyneiden määrä	•		•		•	
Vieroitettujen määrä	•		•		•	
Kuolleiden määrä	•		•		•	
Kuolleisuus	•		•		•	

## 5.4 Varianssikomponenttien estimointi MCMCglmm:llä

Varianssikomponentit arvioitiin bayesläiseen päättelyyn perustuvilla menetelmillä MCMCglmm-ohjelmaa (Hadfield 2010) käyttäen. MCMCglmm:n avulla yleistettyjä lineaarisia sekamalleja (GLMM) voidaan sovittaa ja ratkaista Markov Chain Monte Carlo (MCMC) –menetelmällä. Lisää bayesläisestä analyysistä on LIITTEESSÄ 1.

MCMCglmm ottaa syötteenä tilastollisen mallin (analysoitavan ominaisuuden sekä kiinteät ja satunnaiset tekijät) sekä havaintotiedoston ja sukupuutiedoston. Näiden lisäksi ohjelmalle määritetään laskennassa käytettävä

priorijakauma sekä MCMC-ketjun muodostamiseen liittyvät arvot: iteraatiokierrosten määrä, iteraatiokierroksilta poimitujen tulosten tiheys (thinning) sekä interaation alusta poistettujen tulosten burn-in -jakson pituus.

Tulosteena ohjelma antaa estimoitavien parametrien sekä mallin kiinteiden tekijöiden vaikutuksen posteriorijakaumat, jakaumien muodostamiseen käytetyt teholliset otoskoot sekä jakaumien keskiarvot ja 95 % uskottavuusvälit.

#### 5.4.1 Varianssikomponenttien arvioinnissa käytetyt priorijakaumat

Priorijakauma mahdollistaa ilmiöön liittyvän ennakkotiedon yhdistämisen havainnoista saatavaan tietoon mallin parametreihin liittyvän posteriorijakauman muodostamisessa. MCMCglmm käyttää satunnaistekijöiden varianssien priorijakaumana yhden ominaisuuden malleissa käänteistä gammajakaumaa (inverse-gamma). Muuttujan arvoja merkitään  $x$ :llä. Käänteisen gammajakauman tiheysfunktio arvoilla  $x > 0$  on

$$f(x; \alpha, \beta) = \frac{\beta^\alpha}{\Gamma(\alpha)} x^{-\alpha-1} \exp\left(-\frac{\beta}{x}\right)$$

jossa  $\alpha$  kuvaa tiheysfunktion muotoa,  $\beta$  sen vaihtelun laajuutta (skaalaa), ja  $\Gamma(\cdot)$  on gammafunktio.

Monen ominaisuuden analyysien vastaava prior on luonnollisesti monimutkaisempi ja nimeltään käänteinen Wishartin jakauma (inverse-Wishart), jolla on tiheysfunktio

$$f(\mathbf{X}; \Psi, \nu) = \frac{|\Psi|^{\nu/2}}{2^{\nu p/2} \Gamma_p\left(\frac{\nu}{2}\right)} |\mathbf{X}|^{-(\nu+p+1)/2} e^{-\frac{1}{2}\text{tr}(\Psi \mathbf{X}^{-1})}$$

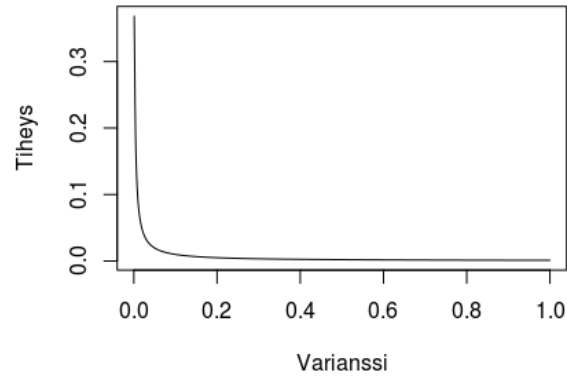
jossa  $p$  on muuttujien lukumäärä, ja  $\mathbf{X}$  sekä  $\Psi$  ovat  $p \times p$  positiivisesti definittejä matriiseja.

Käänteinen Wishartin jakauma on käänteinen gammajakauma, kun  $p = 1$ . Käänteisen gammajakauman muotoon ja skaalaan liittyvät parametrit  $\alpha$  ja  $\beta$  voidaan johtaa parametreista  $\Psi$  ja  $\nu$  siten, että  $\alpha = \nu/2$  ja  $\beta = \Psi/2$ .

Priorijakauman parametrusointi MCMCglmm:ssä tapahtuu sekä yhden että monen ominaisuuden malleissa parametrien  $V$  ja  $\nu$  avulla.  $V$  voidaan johtaa käytetyn jakauman määrittävien parametrien suhteena; käänteisen gammajakauman tapauksessa  $V = \beta/\alpha$ . Jatkossa sekä yhden että monen ominaisuuden malleissa käytettyjen priorijakaumien parametreihin viitataan yhdenmukaisuuden vuoksi parametrein  $V$  ja  $\nu$ .

Tutkimuksessa käytettiin aina epäinformatiivista (non-I) prioria, mikäli se oli mahdollista. Yhden ominaisuuden analyysissä käytetty epäinformatiivinen priorinon-I1 määritettiin parametreilla  $V = 1$  ja  $\nu = 0,002$  (kuva 9). Samoja parametreja käytettiin sekä geneettisen ja yhteisestä pentueympäristöstä johtuvien varianssikomponenttien että jäännös-poikkeamien varianssikomponentin arvioinnissa. Kyseessä on klassinen ja paljon käytetty priorinon-I1, joka on – kuten toivottua – yleensä informatiivisuudeltaan heikko, ja tulokset ovat sen takia verrattavissa REML-analyysiin. Kuten Gelman (2006) osoitti, tällä tavalla määritetty priorinon-I1 ei kuitenkaan välttämättä sovellu hyvin pienten varianssien arviointiin. Tämä oli tilanne myös tässä tutkimuksessa joidenkin sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien kohdalla. Sinikettujen pienempi aineisto ja tutkittavien ominaisuuksien pienet varianssit aiheuttivat sen, etteivät MCMC-ketjussa posteriorijakauman arvot päässeet irtaantumaan nollasta, mikäli käytetyssä priorijakaumassa oli huippu nollan kohdalla – niin kuin se oli käytetyssä epäinformatiivisessa priorissa.





Kuva 9. Yhden ominaisuuden analyyseissa käytetty epäinformatiivinen priorin non-I1 ( $V = 1$ ,  $\nu = 0,002$ ), joka noudattaa käänteistä gammajakaumaa parametrein  $(0,001; 0,001)$ .

Mikäli epäinformatiivisella priorilla ei saatu tulosta, käytettiin informatiivista (I) prioria. Jotta priorin vaikutusta tuloksiin voitiin arvioida, erilaisia informatiivisia prioreja määritettiin yhden ominaisuuden analyysiin kolme kappaletta. Informatiivisten priorien parametri  $V$  johdettiin satunnaistekijöille  $G$  ja jäännöstekijöille  $R$  tutkittavien ominaisuuksien fenotyyppisistä variansseista  $V_p$  seuraavasti:

Priori $I_{0,9}$	$V(G) = 0,9 \times V_p$ ja $V(R) = 0,1 \times V_p$ ,
Priori $I_{0,5}$	$V(G) = 0,5 \times V_p$ ja $V(R) = 0,5 \times V_p$ , ja
Priori $I_{0,1}$	$V(G) = 0,1 \times V_p$ ja $V(R) = 0,9 \times V_p$ ,

missä priorin alaindeksi viittaa fenotyyppisen varianssin kertoimeen parametrissa  $V(G)$ . Kaikkien yhden ominaisuuden malleissa käytettyjen informatiivisten priorien  $\nu = 1$ .

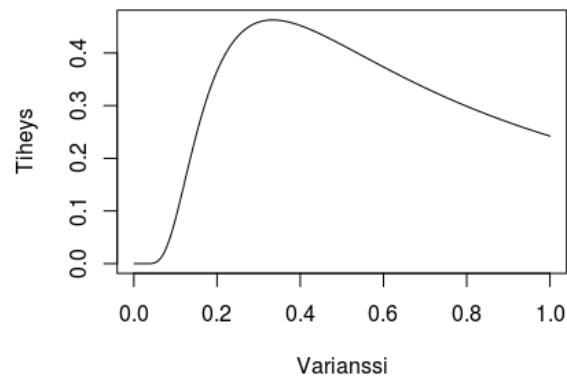
Tutkimuksessa yhden ominaisuuden informatiivisia prioreja käytettiin vain joissakin sinikettujen ominaisuuksien analyyseissa. Näitä ominaisuuksia olivat syntyneiden, vieroitettujen ja kuolleiden pentujen määrä sekä kuolleisuus. Fenotyyppisistä variansseista johdettujen informatiivisten priorien jakaumat voivat poiketa toisistaan huomattavissa määrin. Tutkimuksessa

sinikettujen syntyneiden, vieroitettujen ja kuolleiden pentujen määrien priorit olivat lähes identtisiä, sillä kyseisten ominaisuuksien fenotyyppiset varianssit olivat hyvin lähellä toisiaan. Kuolleisuuden variansseille määritetyt priorit sen sijaan poikkesivat muiden ominaisuuksien prioreista huomattavasti. Tutkimuksessa käytettyjen informatiivisten priorien kuvaajat on esitetty LIITTEESSÄ 2.

Informatiivisten priorien vaikutuksen arviointi suoritettiin varianssikomponenttien arvioinnin ensimmäisen vaiheen, eli sinikettujen pentutulokseen vaikuttavien ominaisuuksien perinnöllisen vaihtelun arvioinnin yhteydessä. Myöhemmissä sinikettujen pentutuloso-minaisuuksien analyyseissa päädyttiin käyttämään yhden ominaisuuden analyyseissa prioria  $I_{0,5}$ , mikäli informatiivisen priorin käyttö oli tarpeen.

Kahden ominaisuuden analyyseissa priorin valinnassa oli otettava huomioon mallin kovarianssimatriisirakenne. Kahden ominaisuuden analyyseissa käytettiin käännteistä Wishartin jakaumaa noudattavaa prioria non-I2 (kuva 10), joka määritettiin parametreilla

$$V = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, v = 1,002.$$



Kuva 10. Kahden ominaisuuden analyyseissa käytetty epäinformatiivinen varianssien priorin non-I2 ( $V = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ ,  $v = 1,002$ ).

Huomioitavaa on, että vaikka priori tässä yhteydessä lasketaan epäinformatiiviseksi, on se todellisuudessa yhden ominaisuuden malleissa käytettyä prioria non-I1 informatiivisempi (Villemereuil, 2012).

Sinikettujen kahden ominaisuuden malleissa käytetyn informatiivisen priorin I2 parametrit määritettiin seuraavasti:

$$\mathbf{V} = \begin{pmatrix} 0,5 \times V_p & 0 \\ 0 & 0,5 \times V_p \end{pmatrix}, v = 1,002.$$

Sinikettujen eri penikointikertojen korrelaatioita arvioidessa  $V_p$  oli määritetty ensimmäisen penikointikerran ominaisuuden fenotyyppisen varianssin mukaan. Pentutulosominaisuuksien korrelaatioita arvioidessa  $V_p$  oli määritetty ominaisuusparin sen ominaisuuden mukaan, jonka fenotyyppinen varianssi oli suurempi.

Taulukko 11. Yhteenvedo varianssikomponenttien estimoinnissa käytetyistä priorijakaumista.

Priori	Informatiivisuus	Malli	Laji	$V(G)$	$V(R)$	$v$	Moodi
non-I1	epäinformatiivinen	1 om.	sini hopea	1	1	0,002	0,001
non-I2	epäinformatiivinen*	2 om.	sini hopea	$\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$	1,002	0,334
I <sub>0,9</sub>	informatiivinen	1 om.	sini	$0,9 \times V_p$	$0,1 \times V_p$	1	**
I <sub>0,5</sub>	informatiivinen	1 om.	sini	$0,5 \times V_p$	$0,5 \times V_p$	1	**
I <sub>0,1</sub>	informatiivinen	1 om.	sini	$0,1 \times V_p$	$0,9 \times V_p$	1	**
I2	informatiivinen	2 om.	sini	$\begin{pmatrix} \frac{V_p}{2} & 0 \\ 0 & \frac{V_p}{2} \end{pmatrix}$	$\begin{pmatrix} \frac{V_p}{2} & 0 \\ 0 & \frac{V_p}{2} \end{pmatrix}$	1,002	**

\* Priori non-I2 on informatiivisempi kuin non-I1.

\*\* Informatiivisten priorijakaumien moodit on esitetty tulosten yhteydessä taulukoissa 19 – 21.

#### 5.4.2 Aineistojen ja sukupuun käsittely MCMCglmm-ajaja varten

Sekä sinikettujen että hopeakettujen aineistoa rajattiin MCMCglmm-ajaja varten (taulukot 12 ja 13).

1. siemennyksen iän analyysia varten aineistoon sisällytettiin havainnot niiltä naarailta, joiden yhteisen pentueympäristön luokassa oli vähintään 2 havaintoa. Tätä aineistoa käytettiin myös niissä 2 ominaisuuden analyysseissa, joissa ikä 1. siemennyksessä oli ominaisuusparin toisena ominaisuutena. Tiinehtymisen isämallia varten aineistoon sisällytettiin niiden tytärten tiinehtymishavainnot, joiden isillä oli aineistossa enemmän kuin 5 tytärtä. Pentulukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviä analyysseja varten aineistoon sisällytettiin penikointihavainnot niiltä naarailta, jotka olivat synnyttäneet vähintään yhden pennun. Tätä aineistoa käytettiin myös 2 ominaisuuden analyysseissa. Pentueisän vaikutuksen arviointia varten aineistoon sisällytettiin havainnot niiltä pentueisiltä, joilla oli aineistossa enemmän kuin viisi pentuetta. Sekä sinikettujen että hopeakettujen suurimmat aineistot olivat pentulukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien analysointiin käytetyt aineistot. Vastaavasti pienimmät aineistot olivat pentueisän vaikutuksen arvioinnissa.

Sinikettujen kuolleisuuden ja muiden pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien välisten korrelaatioiden arviointi osoittautui ongelmalliseksi ominaisuuksien erilaisten varianssien ja sitä kautta yhteisen informatiivisen priorin määrittämisessä ilmenneiden haasteiden vuoksi – sillä kuten aiemmin todettiin, kuolleisuuden varianssikomponenttien arviointiin määritetyt informatiiviset priorit poikkesivat muiden ominaisuuksien prioreista. Ongelman ratkaisemiseksi ominaisuudet standardoitiin jakamalla keskihajonnalla niissä ominaisuuspareissa, joissa kuolleisuus oli toisena ominaisuutena. Näin molempien standardoitujen ominaisuuksien varianssiksi saatiin 1, ja yhteisen informatiivisen priorin määrittäminen onnistui.

MCMCglmm-ajaja varten sukupuut rajattiin neljään polveen (taulukot 12 ja 13). Neljän polven sukulaisuustietoja oli vähiten käytettävissä tiinehtymisen isämalleissa ja eniten pentulukumääriin ja kuolleisuuteen liittyvissä eläinmalleissa.

Taulukko 12. Sinikettujen aineistot

Ominaisuus	Malli	Rajaus	Emien määrä	Sukupuut
Ikä 1. siemenn.	1&2 om. eläinm.	Pentueymp. luokkakoko > 1	2731	4671
Tiinehtyminen	1 om. isämalle	Tyttäriä per isä > 5	2494	442
Pentulukum. + kuoll.	1&2 om. eläinm.	Syntyneitä pentuja > 0	2572	4799
Pentulukum. + kuoll.	Pentueisän vaik.	Pentueita per pentueisä > 5	2159	4365

Taulukko 13. Hopeakettujen aineistot

Ominaisuus	Malli	Rajaus	Emien määrä	Sukupuut
Ikä 1. siemenn.	1&2 om. eläinm.	Pentueymp. luokkakoko > 1	3678	7850
Tiinehtyminen	1 om. isämalle	Tyttäriä per isä > 5	4362	931
Pentulukum. + kuoll.	1&2 om. eläinm.	Syntyneitä pentuja > 0	5399	11638
Pentulukum. + kuoll.	Pentueisän vaik.	Pentueita per pentueisä > 5	3264	8152

#### 5.3.4 Eri analyysien kierrosmäärät ja kierrosten arvojen poimintaväli

Iteraatiokierrosten määrä asetettiin sellaiseksi, että heikoiten sekoittuvan parametrin teholliseksi otoskooksi tuli yli 100. Käytännössä tähän päästiin yrityksen ja erehdyksen kautta. Burn-iniksi asetettiin 10 % iteraatiokierrosten määrästä. Rajallisen tallennustilan vuoksi ketjua harvennettiin siten, että 90 000 iteraatiokierrosta tallennettiin.

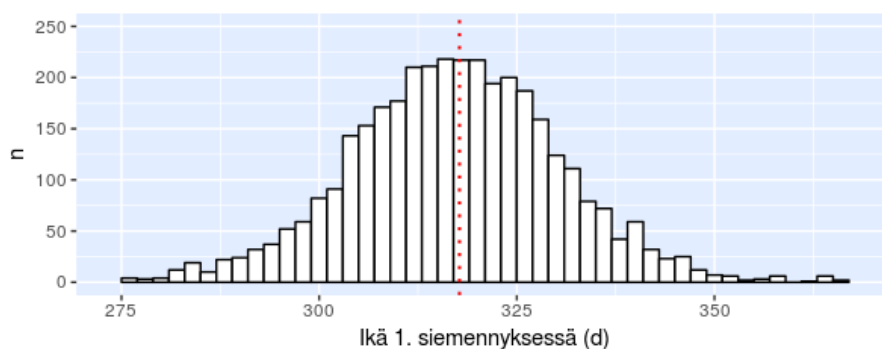
## 6 TULOKSET

Lukemisen helpottamiseksi sinikettujen tuloksiin liittyvät kuvaajat on esitetty vaaleansinisellä taustavärillä ja hopeakettujen tuloksiin liittyvät kuvaajat vaaleanharmaalla taustavärillä.

### 6.1 Siniketut

#### 6.1.1 Sinikettujen pentutulosominaisuuksissa esiintyvä fenotyyppinen vaihtelu

Sinikettujen ikä 1. siemennyksessä oli keskimäärin 317,70 päivää, ja se vaihteli 275:stä 367:een päivään (kuva 11). Ensimmäisen penikointikauden tiinehtyvyys oli toisen penikointikauden tiinehtyvyyttä heikompaa: ensimmäisellä penikointikaudella 76,0 % eläimistä tuli tiineeksi, kun taas toisella penikointikaudella vastaava osuus oli 88,6 % (taulukko 14).

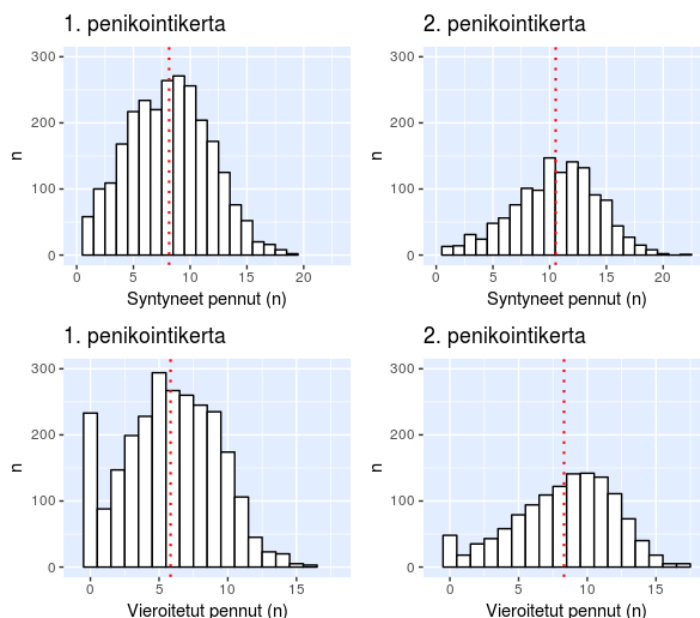


Kuva 11. Sinikettujen jakauma ominaisuudessa ikä 1. siemennyksessä (d). Keskiarvo on punaisella katkoviivalla, ja n on yksilöiden lukumäärä.

Taulukko 14. Sinikettujen tiinehtyvyys ensimmäisellä ja toisella penikointikaudella.

1. penikointikausi			2. penikointikausi		
Tyhjä	Tiine	Yhteensä	Tyhjä	Tiine	Yhteensä
846	2674	3520	165	1284	1449
24,0 %	76,0 %	100,0 %	11,4 %	88,6 %	100,0 %

Syntyneitä pentuja oli ensimmäisellä penikointikerralla keskimäärin 8,15 (vaihteluväli 1 – 19), ja vieroitettuja pentuja oli keskimäärin 5,83 (0 – 16) (kuva 12). Toisen penikointikerran pentuekoot olivat keskimäärin ensimmäisen penikointikerran pentuekokoja suurempia: syntyneitä pentuja oli keskimäärin 10,53, ja vieroitettuja pentuja oli keskimäärin 8,31 (vastaavat vaihteluvälit 1 – 22 ja 0 – 17). Sekä syntyneiden että vieroitettujen pentujen määrien jakaumat olivat melko symmetrisiä (kuva 12). Vieroitettujen pentujen jakaumissa oli myös huippu arvon 0 kohdalla emille, jotka onnistuneen penikoinnin jälkeen menettivät kaikki pentunsa ennen vieroitusta.

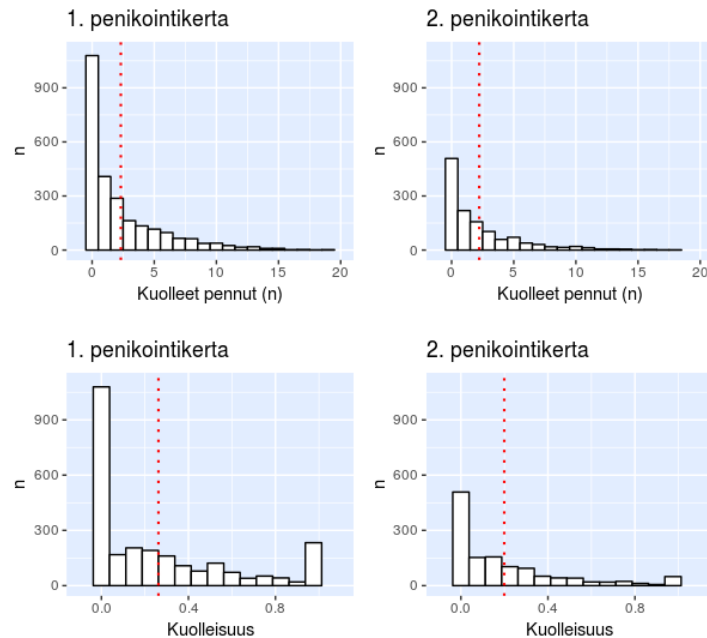


Kuva 12. Sinikettujen syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrän (n) jakaumat. Keskiarvo on punaisella katkoviivalla, ja n on yksilöiden lukumäärä.

Kuolleita pentuja oli ensimmäisellä penikointikerralla keskimäärin 2,31 (vaihteluväli 0 – 19), ja kuolleisuus oli keskimäärin 26 % (0 – 100 %) (kuva 13). Toisen penikointikerran keskimääräinen kuolleiden pentujen määrä oli 2,22 ja kuolleisuus 20 % (vastaavat vaihteluvälit 0 – 18 ja 0 – 100 %). Molempien ominaisuuksien jakaumien huippu oli minimiarvon 0 kohdalla, minkä

lisäksi kuolleisuuden jakaumissa oli myös toinen huippu maksimiarvon 1 kohdalla (kuva 13).

Sekä ensimmäisellä että toisella penikointikerralla 40 % onnistuneesti penikoineista eläimistä myös vieroitti kaikki syntyneet pentunsa onnistuneesti ilman yhtäkään menetettyä pentua. Ennen vieroitusta kaikki pentunsa menettäneitä eläimiä oli ensimmäisellä penikointikerralla 8,7 % ja toisella penikointikerralla 3,7 %.



Kuva 13. Sinikettujen kuolleiden pentujen määrän (n) ja kuolleisuuden jakaumat. Keskiarvo on punaisella katkoviivalla, ja n on yksilöiden lukumäärä.

Pentutulokseen liittyvissä ominaisuuksissa esiintyvää vaihtelua ilmaistiin vaihtelukerrointen (cv) avulla (taulukko 15). Vähiten vaihtelua (cv = 0,04) oli ensimmäisen siemennyksen iässä. Eniten vaihtelua (cv = 1,36 – 1,39) oli kuolleiden pentujen määrässä. Vieroitettujen pentujen määrässä oli hieman enemmän vaihtelua kuin syntyneiden pentujen määrässä. Pääasiassa toisen penikointikerran vaihtelukertoimet olivat ensimmäisen penikointikerran vaihtelukertoimia pienempiä – poikkeuksena kuolleisuus.



Taulukko 15. Sinikettujen pentutulosominaisuuksien tilastolliset tunnusluvut.

Ominaisuus		Ikä (v)	<i>n</i>	<i>min</i>	$\bar{x}$	<i>max</i>	<i>sd</i>	<i>cv</i>
Ikä 1. siem.	d	1	3520	275	317,70	367	13,21	0,04
Syntyneet	kpl	1	2572	1	8,15	19	3,57	0,44
	kpl	2	1277	1	10,53	22	3,71	0,35
Vieroitetut	kpl	1	2572	0	5,83	16	3,38	0,58
	kpl	2	1277	0	8,31	17	3,64	0,44
Kuolleet	kpl	1	2572	0	2,31	19	3,21	1,39
	kpl	2	1277	0	2,22	18	3,03	1,36
Kuolleisuus	0 – 1	1	2572	0,00	0,26	1,00	0,32	1,24
	0 – 1	2	1277	0,00	0,20	1,00	0,26	1,30

### 6.1.2 Sinikettujen sukusiitosasteet

Siniketuilla oli vaihtelevan syvyiset sukupuut käytettävissä sukusiitosasteiden arviointia varten (taulukko 16). Keskimäärin kaukaisin tiedossa oleva sukulainen oli noin kuudennessa polvessa (vaihteluväli 0 – 14 polvea) (kuva 14). Keskimääräiset tiedossa olevat kauimmat sukulaiset olivat 6,3 polvessa (sukusiitosaste alle 0,01), 8,8 polvessa (sukusiitosaste yli 0,0625) ja 6,5 polvessa (sukusiitosaste yli 0,10). Sukusiitosastetta ei arvioitu 276 eläimelle puutteellisten sukupuutietojen vuoksi. Keskimääräinen sukusiitosaste oli 0,01, ja se vaihteli välillä 0,00 – 0,28. 80 %:lla siniketuista sukusiitosaste oli pienempi kuin 0,01 ja 95 %:lla pienempi kuin 0,0625.

Taulukko 16. Sinikettujen yksilökohtainen sukupuun syvyys ja sukusiitosasteet.

	<i>n</i>	<i>min</i>	$\bar{x}$	<i>max</i>
Sukupolvia tiedossa (max)	3520	0	6,38	14
Sukusiitosaste*	3244	0,00	0,01	0,28

\* Sukusiitosaste on laskettu eläimille, joilla kaukaisin tiedossa oleva sukulainen on vähintään 3. polvessa.



Kuva 14. Sinikettujen tiedossa olevien sukupolvien jakauma kaukaisimman tiedossa olevan sukulaisen mukaan. Keskiarvo on punaisella katkoviivalla.

### 6.1.3 Sinikettujen kiinteiden tekijöiden vaikutus pentutulosominaisuuksiin

Tarha-vuosi -yhteisvaikutus oli tilastollisesti erittäin merkitsevä kaikissa sinikettujen pentutulokseen liittyvissä ominaisuuksissa ( $P < 0,001$ ) (taulukko 17).

Paritustavalla ei ollut vaikutusta mihinkään ominaisuuteen. Siemennyskerrojen määrästä seurasi tilastollisesti merkitseviä eroja eläimen iässä 1. siemennyksessä ( $P = 0,001$ ), kuolleiden pentujen määrässä ( $P = 0,066$ ) ja pentukuolleisuudessa ( $P = 0,067$ ).

Eläimen syntymäaika ja sukusiitosaste vaikuttivat eläimen 1. siemennyksen iän vaihteluun ( $P < 0,001$  ja  $P = 0,003$ ). Penikoinnin ajankohdalla oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus syntyneiden pentujen määrään ( $P = 0,028$ ), vie-roitettujen pentujen määrään ( $P = 0,001$ ) ja pentukuolleisuuteen ( $P = 0,008$ ).

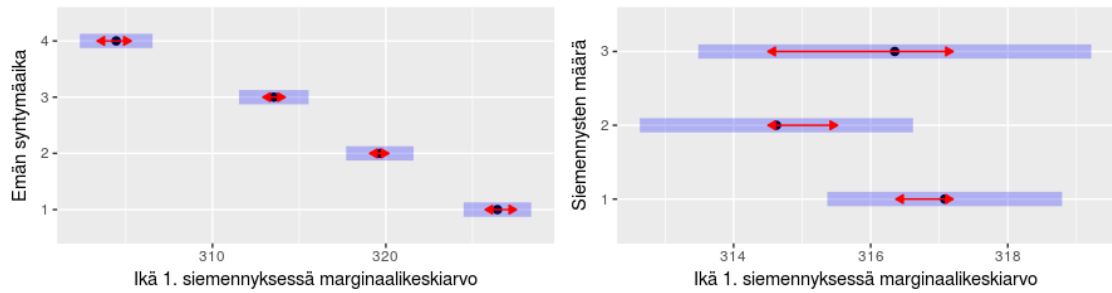
Taulukko 17. Kiinteiden tekijöiden vaikutus sinikettujen pentutulosominaisuuksiin. Ylärivillä on kiinteän tekijän vaikutuksen P-arvo ja alarivillä siihen liittyvä tilastollisen merkitsevyyden koodi. Tilastollisesti merkitsevät kiinteät tekijät on lihavoitu.

Ominaisuus	Tarha- vuosi	Paritus- tapa	Siemen- nys-ten lkm	Syntymä- aika	Penikoin- tiaika	Suku- siitos
Ikä 1. siemennyksessä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,405	<b>0,001</b> **	<b>&lt;0,001</b> ***	—	<b>0,003</b> **
Syntyneiden määrä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,551	0,697	0,110	<b>0,028</b> *	0,343
Vieroitettujen määrä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,836	0,374	0,315	<b>0,001</b> **	0,707
Kuolleiden määrä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,641	<b>0,066</b> .	0,671	0,136	0,489
Kuolleisuus	<b>&lt;0,001</b> ***	0,741	<b>0,067</b> .	0,920	<b>0,008</b> **	0,380
Tiinehtyvyys	<b>&lt;0,001</b> ***	0,145	0,282	0,471	—	0,571

Tilastollisen merkitsevyyden koodit: 0 \*\*\* 0,001 \*\* 0,01 \* 0,05 . 0,1

Tilastollisesti merkitsevien kiinteiden tekijöiden alaluokkien vaikutusta pentutulosominaisuuksiin arvioitiin marginaalikeskiarvojen avulla (taulukko 18). Alaluokkien parittainen vertailu suoritettiin Tukeyn testin avulla (kuvat 15 – 17).

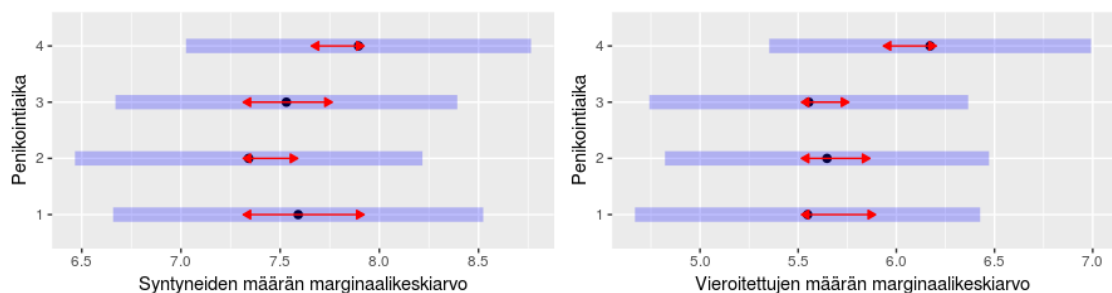
Syntymäajan vaikutus ikään 1. siemennyksessä oli lineaarinen: mitä myöhemmin naaras oli syntynyt, sen nuorempi se oli ensimmäisellä siemennyskerralla (kuva 15). Yhden kerran siemennetyt siniketut olivat ensimmäisellä siemennyskerralla keskimäärin 2,5 päivää vanhempia kuin kaksi kertaa siemennetyt (kuva 15). Vähintään kolme kertaa siemennettyjen sinikettujen ikä ei sen sijaan eronnut yksi tai kaksi kertaa siemennettyjen iästä.



Kuva 15. Sinikettujen ikä 1. siemennyksessä. Emän syntymäajan ja siemennysten määrän alaluokkien vaikutusten marginaalikeskiarvot (musta pallo) sekä niiden 95 %:n luottamusvälit (sininen palkki) ja Tukeyn testin avulla korjatut arvot (punainen nuoli).

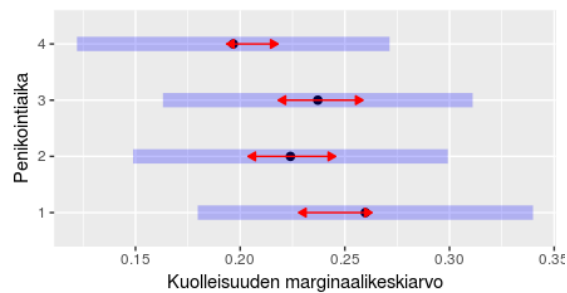
Syntyneiden pentujen määrä oli 0,55 pentua suurempi penikointiaikalukassa 4 kuin luokassa 2 (kuva 16). Muiden penikointiaikalukoiden ero syntyneiden pentujen määrässä ei ollut merkitsevää.

Vieroitettujen pentujen määrä oli 0,5 – 0,6 pentua suurempi penikointiaikalukassa 4 kuin muissa luokissa (kuva 16). Muiden alaluokkien vieroitettujen pentujen määrässä ei ollut merkitsevää eroa.



Kuva 16. Sinikettujen syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrä. Penikointiajan alaluokkien vaikutusten marginaalikeskiarvot (musta pallo) sekä niiden 95 %:n luottamusvälit (sininen palkki) ja Tukeyn testin avulla korjatut arvot (punainen nuoli).

Pentukuolleisuus oli keskimäärin noin 5 % matalampi penikointiajan alaluokassa 4 kuin alaluokissa 1 ja 3 (kuva 17). Siemennyskertojen määrän alaluokkien vaikutuksella ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa kuolleiden pentujen määrään tai kuolleisuuteen Tukeyn testin perusteella.



Kuva 17. Sinikettujen pentukuolleisuus. Penikointiajan alaluokkien vaikutusten marginaalikeskiarvot (musta pallo) sekä niiden 95 %:n luottamusvälit (sininen palkki) ja Tukeyn testin avulla korjatut arvot (punainen nuoli).

Taulukko 18. Tilastollisesti merkitsevien kiinteiden tekijöiden alaluokkien vaikutus pentutulosominaisuuksiin marginaalikeskiarvoilla (EMM) ilmaistuna.

Ominaisuus	Kiinteä tekijä	Alaluokka	EMM $\pm$ SE	95% luot. väli
Ikä 1. siemennyksessä	Siemennysten määrä	1	317,08 $\pm$ 0,87	315,37 – 318,79
		2	314,62 $\pm$ 1,01	312,63 – 316,62
		3	316,35 $\pm$ 1,46	313,48 – 319,22
		4	304,45 $\pm$ 1,07	302,35 – 306,54
	Emän syntymäaika	1	326,43 $\pm$ 0,99	324,48 – 328,38
		2	319,65 $\pm$ 0,99	317,71 – 321,60
		3	313,54 $\pm$ 1,02	311,53 – 315,54
		4	304,45 $\pm$ 1,07	302,35 – 306,54
	Syntyneiden määrä	1	7,59 $\pm$ 0,48	6,66 – 8,52
		2	7,34 $\pm$ 0,45	6,47 – 8,22
		3	7,53 $\pm$ 0,44	6,67 – 8,39
		4	7,90 $\pm$ 0,44	7,02 – 8,76
Vieroitettujen määrä	Penikointiaika	1	5,55 $\pm$ 0,45	4,67 – 6,43
		2	5,65 $\pm$ 0,42	4,82 – 6,47
		3	5,55 $\pm$ 0,41	4,74 – 6,37
		4	6,17 $\pm$ 0,42	5,35 – 6,99
Kuolleiden määrä	Siemennysten määrä	1	2,23 $\pm$ 0,34	1,57 – 2,89
		2	2,16 $\pm$ 0,38	1,41 – 2,90
		3	1,19 $\pm$ 0,55	1,11 – 2,27
		4	0,26 $\pm$ 0,03	0,20 – 0,33
Kuolleisuus	Siemennysten määrä	1	0,26 $\pm$ 0,03	0,20 – 0,33
		2	0,26 $\pm$ 0,04	0,19 – 0,33
		3	0,16 $\pm$ 0,06	0,05 – 0,27
		4	0,20 $\pm$ 0,04	0,12 – 0,27
	Penikointiaika	1	0,26 $\pm$ 0,04	0,18 – 0,34
		2	0,22 $\pm$ 0,04	0,15 – 0,30
		3	0,24 $\pm$ 0,04	0,16 – 0,31
		4	0,20 $\pm$ 0,04	0,12 – 0,27

#### 6.1.4 Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponentit ja periytymisasteet

Vaihtelun satunnaisten tekijöiden analyyseissä tavoitteena oli aluksi arvioida ensimmäisen penikointikerran pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponentit yhden ominaisuuden eläinmallilla. Varianssikomponenttien arvioinnissa käytettiin epäinformatiivista prioria, jos se vain oli mahdollista. Sinikettujen iän 1. siemennyksessä ja tiinehtyvyyden varianssikomponenttien arvioinnissa voitiinkin käyttää epäinformatiivista prioria. Sinikettujen pentulukumäärään liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien arvioinnissa oli kuitenkin tuloksen saamiseksi käytettävä informatiivista prioria. Mahdollista informatiivisen priorin vaikutusta varianssikomponentteihin tarkasteltiin käyttämällä kolmea erilaista informatiivista prioria (taulukko 11).

Analyyseistä saatiin periytymisasteen arvio posteriorijakauman keskiarvona. Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet vaihtelivat 0,041:sta (vieroitettujen määrä) 0,253:een (ikä 1. siemennyksessä) (taulukko 19). Pentulukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien analyyseistä saadut periytymisasteet olivat hyvin samankaltaisia ja asettuivat pääasiassa 0,10:n molemmin puolin. Esimerkiksi priorilla  $I_{0,5}$  syntyneiden pentujen määrän periytymisaste oli 0,081, vieroitettujen 0,073, kuolleiden 0,099 ja kuolleisuuden 0,120. Tiinehtyvyyden periytymisaste oli 0,192 ja iän 1. siemennyksessä 0,253. 1. siemennyksen iän tilastollisessa mallissa oli satunnaistekijänä eläimen lisäksi yhteinen pentueympäristö, jonka osuuden posteriorijakauman keskiarvo oli 0,162.

Minkään pentutulokseen liittyvän ominaisuuden periytymisasteen posteriorijakauman 95 %:n uskottavuusalue ei sisältänyt 0:aa. Tämä uskottavuusalue oli pisin tiinehtyvyyden analyysissä ja lyhin priorilla  $I_{0,1}$  tehdyissä pentulukumääräominaisuuksien analyyseissa.

Taulukko 19. Sinikettujen pentutulosominaisuuksien periytymisasteet ( $h^2$ ), additiiviset geneettiset varianssit ( $\sigma_a^2$ ) ja residuaalivarianssit ( $\sigma_e^2$ ), sekä iän 1. siemennyksessä yhteisen pentueympäristön varianssi ( $\sigma_c^2$ ) sekä yhteisestä pentueympäristöstä johtuvan vaihtelun osuus ( $c^2$ ).

Ominaisuus	$n$	Priori	$h^2$	95% HPD	$\sigma_a^2$	95% HPD	ESS	Pd Mo	$\sigma_e^2$	95% HPD	ESS	Pd Mo
Syntyneiden lukumäärä	3520	$I_{0,9}$	0,103	0,052 – 0,158	1,216	0,610 – 1,903	608	3,830	10,630	9,803 – 11,440	1498	0,426
	3520	$I_{0,5}$	0,081	0,037 – 0,133	0,960	0,436 – 1,591	479	2,128	10,820	10,010 – 11,620	1405	2,128
	3520	$I_{0,1}$	0,043	0,009 – 0,087	0,506	0,111 – 1,027	421	0,426	11,190	10,420 – 11,960	1372	3,830
Vieroitettujen luku-	3520	$I_{0,9}$	0,092	0,048 – 0,142	0,972	0,494 – 1,496	657	3,429	9,530	8,850 – 10,220	1985	0,381
	3520	$I_{0,5}$	0,073	0,033 – 0,118	0,760	0,339 – 1,242	489	1,905	9,692	9,000 – 10,350	1654	1,905
	3520	$I_{0,1}$	0,041	0,009 – 0,080	0,421	0,094 – 0,837	474	0,381	9,962	9,296 – 10,620	1918	3,429
Kuolleiden lukumäärä	3520	$I_{0,9}$	0,122	0,065 – 0,184	1,070	0,552 – 1,611	702	3,084	7,667	7,050 – 8,296	1662	0,343
	3520	$I_{0,5}$	0,099	0,045 – 0,158	0,859	0,397 – 1,394	528	1,713	7,829	7,205 – 8,441	1268	1,713
	3520	$I_{0,1}$	0,064	0,015 – 0,124	0,555	0,124 – 1,083	516	0,343	8,077	7,427 – 8,691	1030	3,084
Kuolleisuus	3520	$I_{0,9}$	0,138	0,075 – 0,205	0,012	0,006 – 0,018	725	0,031	0,075	0,069 – 0,082	1498	0,003
	3520	$I_{0,5}$	0,120	0,057 – 0,189	0,011	0,005 – 0,017	559	0,017	0,077	0,070 – 0,083	1140	0,017
	3520	$I_{0,1}$	0,088	0,025 – 0,157	0,008	0,002 – 0,014	615	0,003	0,079	0,072 – 0,086	1124	0,031
Tiinehtyvyys	2494	non-II	0,192	0,044 – 0,401	0,004	0,001 – 0,008	230	0,001	0,153	0,144 – 0,162	3916	0,001
Ikä 1. siemennyksessä	2731	non-II	0,253	0,156 – 0,357	26,24	15,580 – 37,580	119	0,001	60,340	53,130 – 67,440	2224	0,001
				$c^2$	95% HPD	$\sigma_c^2$	95% HPD	ESS				
Ikä 1. siemennyksessä	2731	non-II	0,162	0,109 – 0,219	16,80	10,920 – 22,690	347					

Priori = Varianssikomponenttien estimoinnissa käytetty priorijakauma (taulukko 11). 95% HPD = Estimaatin 95% uskottavuusalue. Pd Mo = Priorijakauman moodi.  
ESS = Tehollinen otoskoko (Effective Sample Size)

### 6.1.5 Sinikettujen pentueisän vaikutus pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin

Pentumäärään vaikuttaa siitokseen käytetyn isän hedelmöittämiskyky. Toisaalta syntyneiden määrään vaikuttaa pentujen kehitys ja vieroitettujen määrään pentujen elinkyky. Tutkielman toisena tavoitteena oli arvioida näitä eri vaikutuksia eläinmallilla, jossa oli satunnaistekijänä eläimen lisäksi pentueen isä. Pentueen isän vaikutuksen arvioinnissa oli mukana sukupuutiedot. Sinikettujen varianssikomponentit arvioitiin informatiivisella priorilla  $I_{0,5}$  (taulukko 11).

Saadut emäkohtaiset periytymisasteet olivat hieman korkeampia kuin yksinkertaisella eläinmallilla arvioituna (taulukko 20). Syntyneiden pentujen periytymisaste oli 0,092; vieroitettujen 0,081; kuolleiden 0,123 ja kuolleisuuden 0,151. Minkään ominaisuuden periytymisasteen 95 %:n uskottavuusalue ei kulkenut 0:n yli.

Pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus oli syntyneiden pentujen määrässä 0,060; vieroitettujen 0,054; kuolleiden 0,105 ja kuolleisuuden 0,080, eivätkä 95 %:n uskottavuusalueet ylittäneet 0:aa (taulukko 20). Pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus oli suurempaa kuolleiden määrässä ja kuolleisuudessa kuin syntyneiden ja vieroitettujen määrissä.



Taulukko 20. Sinikettujen emäkohtaiset periytymisasteet ( $h^2$ ), additiiviset geneettiset varianssit ( $\sigma_a^2$ ) ja residuaalivarianssit ( $\sigma_e^2$ ), sekä pentueen isästä johtuva varianssi ( $\sigma_{sl}^2$ ) sekä pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus ( $h_s^2$ ).

Ominaisuus	$n$	Priori	$h^2$	95% HPD	$\sigma_a^2$	95% HPD	ESS	Pd Mo	$\sigma_e^2$	95% HPD	ESS	Pd Mo
Syntyneiden lukumäärä	2159	$I_{0,5}$	0,092	0,041 – 0,171	1,100	0,414 – 1,915	297	2,128	10,130	9,102 – 11,140	865	2,128
Vieroitettujen lukumäärä	2159	$I_{0,5}$	0,081	0,039 – 0,148	0,860	0,357 – 1,460	304	1,905	9,108	8,265 – 9,976	1156	1,905
Kuolleiden lukumäärä	2159	$I_{0,5}$	0,123	0,055 – 0,219	1,030	0,378 – 1,740	321	1,713	6,419	5,648 – 7,189	642	1,713
Kuolleisuus	2159	$I_{0,5}$	0,151	0,071 – 0,265	0,013	0,005 – 0,022	342	0,017	0,068	0,059 – 0,077	555	0,017
$h_s^2$												
Syntyneiden lukumäärä	2159	$I_{0,5}$	0,060	0,035 – 0,094	0,717	0,375 – 1,109	542	2,128				
Vieroitettujen lukumäärä	2159	$I_{0,5}$	0,054	0,031 – 0,088	0,568	0,292 – 0,892	497	1,905				
Kuolleiden lukumäärä	2159	$I_{0,5}$	0,105	0,065 – 0,157	0,879	0,509 – 1,340	621	1,713				
Kuolleisuus	2159	$I_{0,5}$	0,080	0,047 – 0,123	0,007	0,004 – 0,011	572	0,017				

Priori = Varianssikomponenttien estimoinnissa käytetty priorijakauma (taulukko 11)

95% HPD = Estimaatin 95% uskottavuusalue

ESS = Tehollinen otoskoko (Effective Sample Size)

Pd Mo = Priorijakauman moodi.

#### 6.1.6 Sinikettujen pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran korrelaatiot

Hedelmällisyyteen ja lisääntymiseen liittyvien ominaisuuksien on aiemmissa tutkimuksissa eri eläinlajeilla todettu olevan osittain eri geenien säätelemää ensimmäisessä ja myöhemmissä tiineyksissä. Tutkielman kolmantena tavoitteena oli arvioida ominaisuuksien geneettiset ja fenotyyppiset korrelaatiot ensimmäisen ja toisen penikointikerran välillä.

Sinikettujen ensimmäisen ja toisen penikointikerran tulokset analysoitiin kahden ominaisuuden eläinmallilla informatiivisella priorilla I2 (taulukko 11). Korrelaatioiden lisäksi saatiin arvioitua ominaisuuksien ensimmäisen ja uutena myös toisen penikointikerran periytymisasteet (taulukko 21).

Toisen penikointikerran syntyneiden pentujen määrän periytymisasteet (0,170) olivat ensimmäisen penikointikerran arvoja (0,091) suurempia. Samansuuntainen ero oli vieroitettujen ja kuolleiden määrälle sekä kuolleisuudelle.

Kuolleiden pentujen määrän ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettinen korrelaatio oli 0,543 (taulukko 21). Kuolleisuuden vastaava geneettinen korrelaatio oli 0,527. Uskottavuusalueet olivat suuria, mutta eivät sisältäneet 0:aa. Syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrän geneettisten korrelaatioiden posteriorijakaumien 95 %:n uskottavuusalueet sisälsivät 0:n, eivätkä korrelaatiot olleet tilastollisesti 0:sta poikkeavia.

Analyyseistä saadaan myös ympäristöpoikkeamien kovarianssit. Näiden ja geneettisten varianssikomponenttien kanssa saadaan lasketuksi fenotyyppiset korrelaatiot. Ominaisuuksien mittojen ensimmäisen ja toisen penikointikerran väliset fenotyyppiset korrelaatiot olivat kaikissa ominaisuuksissa nolasta poikkeavia, mutta matalia (taulukko 21).

Taulukko 21. Sinikettujen pentutulosominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran periytymisasteet ( $h^2$ ), additiiviset geneettiset varianssit ( $\sigma_a^2$ ) ja residuaalivarianssit ( $\sigma_e^2$ ), sekä geneettiset ( $\tau_g$ ) ja fenotyypilliset ( $\tau_p$ ) korrelaatiot. Merkitsevät korrelaatiot on lihavoitu.

Ensimmäisen ja toisen penikointikerran periytymisasteet ja varianssikomponentit													
Ominaisuus	Ikä	<i>n</i>	Priori	<i>h</i> <sup>2</sup>	95% HPD	$\sigma_a^2$	95% HPD	ESS	Pd Mo	$\sigma_e^2$	95% HPD	ESS	Pd Mo
Syntyneiden lukumäärä	1	3520	12	0,091	0,045 – 0,158	1,081	0,471 – 1,791	778	2,128	10,73	9,894 – 11,555	1866	2,128
	2	1277	12	0,170	0,078 – 0,286	2,133	0,850 – 3,521	681	2,128	10,37	8,996 – 11,815	1136	2,128
Vieroitettujen lukumäärä	1	3520	12	0,077	0,039 – 0,132	0,806	0,364 – 1,316	817	1,905	9,659	8,972 – 10,347	2692	1,905
	2	1277	12	0,169	0,076 – 0,286	2,107	0,793 – 3,453	674	1,905	10,35	8,929 – 11,756	1163	1,905
Kuolleiden lukumäärä	1	3520	12	0,118	0,064 – 0,186	1,028	0,506 – 1,585	1051	1,713	7,684	7,050 – 8,305	2327	1,713
	2	1277	12	0,195	0,098 – 0,315	1,565	0,689 – 2,479	815	1,713	6,437	5,523 – 7,334	1458	1,713
Kuolleisuus	1	3520	12	0,130	0,071 – 0,209	0,011	0,006 – 0,018	1024	0,017	0,076	0,069 – 0,082	2041	0,017
	2	1277	12	0,207	0,111 – 0,326	0,012	0,006 – 0,019	877	0,017	0,047	0,040 – 0,054	1669	0,017
Ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettiset ja fenotyypilliset korrelaatiot													
Ominaisuus	Ikä	<i>n</i>	Priori	<i>r<sub>g</sub></i>	95% HPD	<i>r<sub>p</sub></i>	95% HPD						
Syntyneiden lukumäärä	1+2	4797	12	0,392	-0,044 – 0,715	<b>0,137</b>	<b>0,075 – 0,198</b>						
Vieroitettujen lukumäärä	1+2	4797	12	0,330	-0,113 – 0,680	<b>0,160</b>	<b>0,094 – 0,224</b>						
Kuolleiden lukumäärä	1+2	4797	12	<b>0,543</b>	<b>0,207 – 0,772</b>	<b>0,189</b>	<b>0,124 – 0,253</b>						
Kuolleisuus	1+2	4797	12	<b>0,527</b>	<b>0,198 – 0,764</b>	<b>0,233</b>	<b>0,161 – 0,302</b>						

Priori = Varianssikomponenttien estimoinnissa käytetty priorijakauma (taulukko 11); 95% HPD = Estimaatin 95% uskottavuusalue; ESS = Tehollinen otoskoko (Effective Sample Size); Pd Mo = Priorijakauman moodi.

### 6.1.7 Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien korrelaatiot

Tutkielman neljäntenä tavoitteena oli selvittää pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen sekä ikään 1. siemennyksessä liittyvien ominaisuuksien geneettiset ja fenotyyppiset korrelaatiot. Siniketuilla näiden ominaisuuksien korrelaatiot arvioitiin kahden ominaisuuden eläinmallilla informatiivisella priorilla I2 (taulukko 11).

Sinikettujen syntyneiden ja kuolleiden pentujen määrän geneettinen korrelaatio oli 0,419 (95 % HPD 0,02 – 0,71) (taulukko 22). Kuolleiden pentujen määrän ja kuolleisuuden geneettinen korrelaatio oli 0,675 (95 % HPD 0,40 – 0,85). Muiden ominaisuuksien geneettiset korrelaatiot eivät olleet 0:sta poikkeavia.

Kaikkien pentulukumäärään ja pentujen kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien fenotyyppiset korrelaatiot olivat nolasta poikkeavia (taulukko 22). Syntyneiden pentujen määrä oli positiivisesti korreloitunut kaikkien ominaisuuksien kanssa. Vieroitettujen pentujen määrä oli negatiivisesti fenotyyppisesti korreloitunut kuolleiden pentujen määrän (−0,382) sekä kuolleisuuden (−0,606) kanssa, ja positiivisesti iän 1. siemennyksessä (0,158) kanssa. Kuolleiden pentujen määrä ja kuolleisuus olivat voimakkaasti positiivisesti korreloituneita (0,802). Ikä 1. siemennyksessä ei korreloinut kuolleiden pentujen määrän tai kuolleisuuden kanssa.

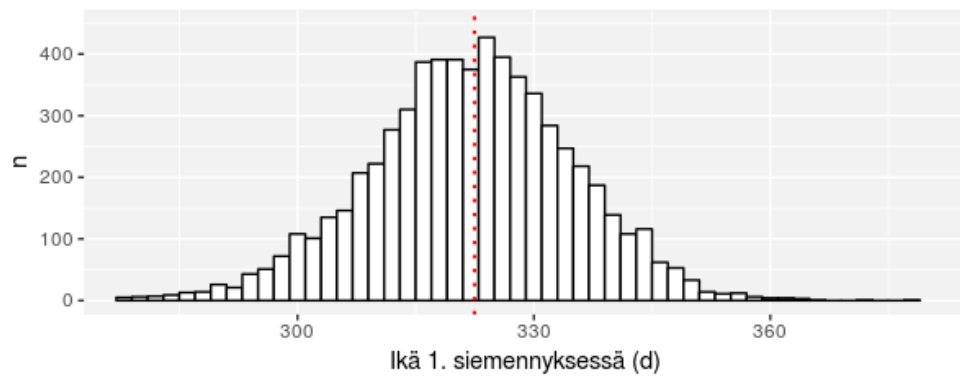
Taulukko 22. Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteiden keskiarvojen vaihteluvälit (diagonaali) sekä fenotyyppiset (alakolmio) ja geneettiset (yläkolmio) korrelaatiot. Tilastollisesti merkitsevät korrelaatioiden keskiarvot on lihavoitu. Suluissa 95% uskottavuusalue.

Ominaisuus	Syntyneet	Vieroitetut	Kuolleet	Kuolleis. (std)	Ikä 1. siem.
Syntyneet	<b>0,075</b> – 0,086	0,293 (-0,15 – 0,64)	<b>0,419</b> (0,02 – 0,71)	0,261 (-0,17 – 0,61)	-0,045 (-0,49 – 0,41)
Vieroitetut	<b>0,607</b> (0,58 – 0,63)	<b>0,071</b> – 0,074	-0,229 (-0,59 – 0,20)	-0,402 (-0,70 – 0,00)	0,216 (-0,29 – 0,63)
Kuolleet	<b>0,492</b> (0,46 – 0,52)	<b>-0,382</b> (-0,42 – -0,35)	<b>0,086</b> – 0,105	<b>0,675</b> (0,40 – 0,85)	-0,211 (-0,64 – 0,26)
Kuolleisuus (standardoitu)	<b>0,118</b> (0,08 – 0,16)	<b>-0,606</b> (-0,63 – -0,58)	<b>0,802</b> (0,79 – 0,82)	<b>0,107</b> – 0,121	-0,198 (-0,61 – 0,27)
Ikä 1. siemennyksessä	<b>0,136</b> (0,04 – 0,22)	<b>0,158</b> (0,07 – 0,25)	-0,01 (-0,11 – 0,08)	-0,07 (-0,17 – 0,02)	<b>0,251</b> – 0,254

## 6.2 Hopeaketut

### 6.2.1 Hopeakettujen pentutulosominaisuuksissa esiintyvä fenotyyppinen vaihtelu

Hopeakettujen ikä 1. siemennyksessä oli keskimäärin 322,50 päivää, ja se vaihteli välillä 277 – 379 päivää (kuva 18). Ensimmäisellä penikointikaudella 87,9 % eläimistä tuli tiineeksi, kun taas toisella penikointikaudella vastaava osuus oli hieman korkeampi 93,1 % (taulukko 23).



Kuva 18. Hopeakettujen jakauma ominaisuudessa ikä 1. siemennyksessä (d). Keskiarvo on punaisella katkoviivalla, ja n on yksilöiden lukumäärä.

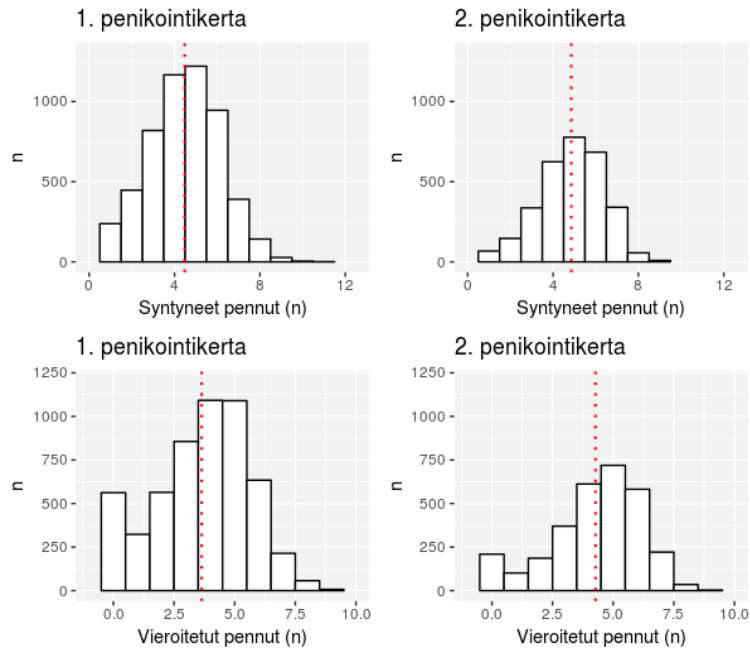
Taulukko 23. Hopeakettujen tiinehtyvyys ensimmäisellä ja toisella penikointikaudella.

1. penikointikausi			2. penikointikausi		
Tyhjä	Tiine	Yhteensä	Tyhjä	Tiine	Yhteensä
768	5574	6342	228	3092	3320
12,1 %	87,9 %	100,0 %	6,9 %	93,1 %	100,0 %

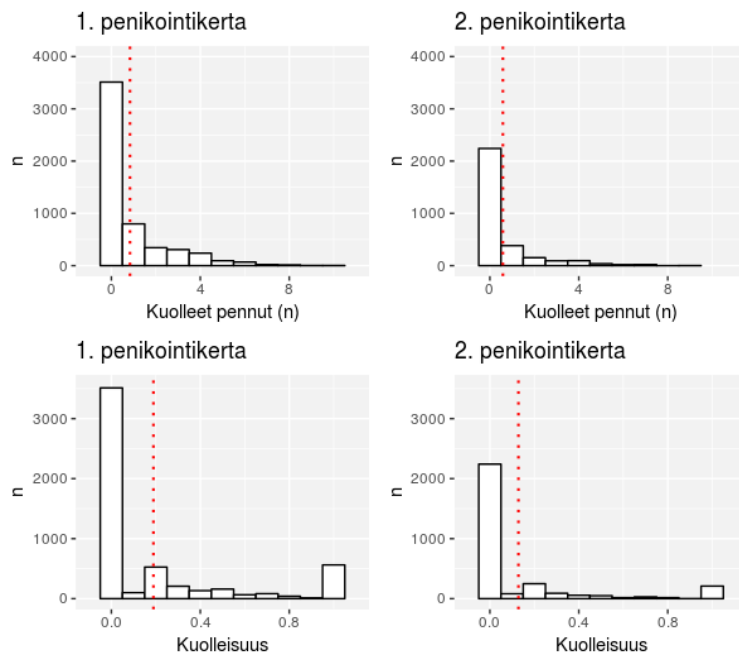
Syntyneitä pentuja oli ensimmäisellä penikointikerralla keskimäärin 4,48 (vaihteluväli 1 – 11), ja vieroitettuja pentuja oli keskimäärin 3,64 (0 – 9) (kuva 19). Toisella penikointikerralla syntyneitä pentuja oli keskimäärin 4,86, ja vieroitettuja pentuja oli keskimäärin 4,27 (vastaavat vaihteluvälit 1 – 9 ja 0 – 9). Myös hopeakettujen syntyneiden ja vieroitettujen pentujen jakaumat olivat melko symmetrisiä (kuva 19).

Kuolleita pentuja oli hopeakettujen ensimmäisellä penikointikerralla keskimäärin 0,84 (vaihteluväli 0 – 10), ja kuolleisuus oli keskimäärin 19 % (0 – 100 %) (kuva 20). Toisen penikointikerran kuolleisuus oli matalampaa kuin ensimmäisen penikointikerran: keskimääräinen kuolleiden pentujen määrä oli 0,59 ja kuolleisuus 13 % (vastaavat vaihteluvälit 0 – 9 ja 0 – 100 %). Ensimmäisellä penikointikerralla noin 70 % ja toisella penikointikerralla noin 80% onnistuneesti penikoineista emistä myös vieroitti kaikki syntyneet pentunsa

onnistuneesti ilman yhtäkään menetettyä pentua. Ennen vieroitusta kaikki pentunsa menettäneitä emiä oli ensimmäisellä penikointikerralla 11,6 % ja toisella penikointikerralla 7,9 %.



Kuva 19. Hopeakettujen syntyneiden ja vieroitettujen määrän (n) jakaumat. Keskiarvo on punaisella katkoviivalla, ja n on yksilöiden lukumäärä.



Kuva 20. Hopeakettujen kuolleiden pentujen määrän (n) ja kuolleisuuden jakaumat. Keskiarvo on punaisella katkoviivalla, ja n on yksilöiden lukumäärä.

Myös hopeakettujen pentutulokseen liittyvissä ominaisuuksissa vähiten vaihtelua ( $cv = 0,04$ ) oli ensimmäisen siemennyksen iässä ja eniten vaihtelua ( $cv = 1,78 - 2,17$ ) kuolleiden pentujen määrässä (taulukko 25). Vieroitettujen pentujen määrässä oli hieman enemmän vaihtelua kuin syntyneiden pentujen määrässä. Myös ensimmäisen ja toisen penikointikerran tuloksissa havaitun vaihtelun määrän erotus oli samankaltainen kuin siniketuilla: kuolleisuutta lukuun ottamatta toisen penikointikerran vaihtelukertoimet olivat ensimmäisen penikointikerran vaihtelukertoimia pienempiä.

Taulukko 25. Hopeakettujen pentutulosominaisuuksien tilastolliset tunnusluvut.

Ominaisuus		Ikä	<i>n</i>	<i>min</i>	$\bar{x}$	<i>max</i>	<i>sd</i>	<i>cv</i>
Ikä 1.								
siemennyksessä	pvä	1	6342	277	322,50	379	12,91	0,04
Syntyneet	kpl	1	5399	1	4,48	11	1,68	0,37
	kpl	2	3038	1	4,86	9	1,51	0,31
Vieroitetut	kpl	1	5399	0	3,64	9	1,97	0,54
	kpl	2	3038	0	4,27	9	1,89	0,44
Kuolleet	kpl	1	5399	0	0,84	10	1,49	1,78
	kpl	2	3038	0	0,59	9	1,27	2,17
Kuolleisuus	0 – 1	1	5399	0,00	0,19	100,00	0,33	1,72
	0 – 1	2	3038	0,00	0,13	100,00	0,28	2,16

### 6.2.2 Hopeakettujen sukusiitosasteet

Hopeaketuilla oli keskimäärin hieman enemmän sukupuuaineistoa käytettävissä sukusiitosasteiden arviointia varten kuin siniketuilla: keskimäärin kaukaisin tiedossa oleva sukulainen oli noin seitsemännessä polvessa (vaihteluväli 0 – 15 polvea) (kuva 21). Keskimääräiset tiedossa olevat kauimmat sukulaiset olivat 6,9 polvessa (sukusiitosaste alle 0,01), 8,9 polvessa (sukusiitosaste yli 0,0625) ja 8,2 polvessa (sukusiitosaste yli 0,10). Keskimääräinen sukusiitosaste oli 0,01, ja se vaihteli välillä 0,00 – 0,31 (taulukko 24). 75 %:lla

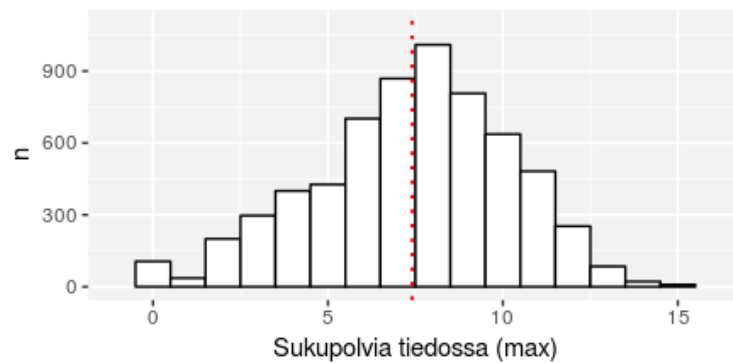


hopeaketuista sukusiitosaste oli pienempi kuin 0,01 ja 95 %:lla pienempi kuin 0,0625.

Taulukko 24. Hopeakettujen yksilökohtainen sukupuun syvyys ja sukusiitosasteet.

	<i>n</i>	<i>min</i>	$\bar{x}$	<i>max</i>
Sukupolvia tiedossa (max)	6342	0	7,40	15
Sukusiitosaste*	6000	0,00	0,01	0,31

\* Sukusiitosaste on laskettu eläimille, joilla kaukaisin tiedossa oleva sukulainen on vähintään 3. polvessa.



Kuva 21. Hopeakettujen tiedossa olevien sukupolvien jakauma kaukaisimman tiedossa olevan sukulaisen mukaan.

### 6.2.3 Hopeakettujen kiinteiden tekijöiden vaikutus pentutulosominaisuuksiin

Tarha-vuosi -yhteisvaikutus oli tilastollisesti erittäin merkitsevä kaikissa hopeakettujen pentutulokseen liittyvissä ominaisuuksissa ( $P < 0,001$ ) (taulukko 26). Paritustavalla oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus ainoastaan ikään 1. siemennyksessä ( $P = 0,005$ ). Siemennyskertojen määrästä seurasi tilastollisesti merkitseviä eroja eläimen iässä 1. siemennyksessä ( $P = 0,002$ ), syntyneiden ( $P = 0,003$ ) ja vieroitettujen pentujen määrässä ( $P = 0,001$ ) sekä tiinehtyvyydessä ( $P = 0,028$ ). Eläimen syntymäaika vaikutti eläimen 1. siemennyksen iän vaihteluun ( $P < 0,001$ ). Penikoinnin ajankohdalla oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus syntyneiden ( $P = 0,044$ ) ja kuolleiden pentujen määrään ( $P = 0,005$ ) sekä pentukuolleisuuteen ( $P = 0,076$ ).

Taulukko 26. Kiinteiden tekijöiden vaikutus hopeakettujen pentutulosominaisuuksiin. Ylärivillä on kiinteän tekijän vaikutuksen P-arvo ja alarivillä siihen liittyvä tilastollisen merkitsevyyden koodi. Tilastollisesti merkitsevät kiinteät tekijät on lihavoitu.

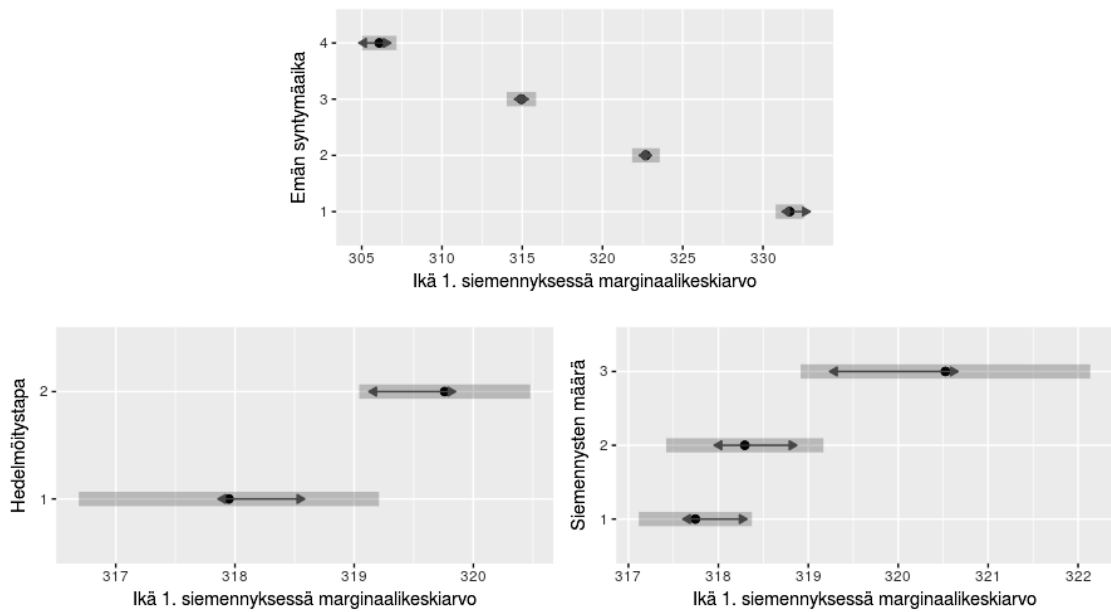
Ominaisuus	Tarha- vuosi	Hedelm. tapa	Siemen. lkm	Syntymä- aika	Penikoin- tiaika	Suku- siitos
Ikä 1. siemennyksessä	<b>&lt;0,001</b> ***	<b>0,005</b> **	<b>0,002</b> **	<b>&lt;0,000</b> ***	—	0,384
Syntyneiden määrä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,197	<b>0,003</b> **	0,436	<b>0,044</b> *	0,410
Vieroitettujen määrä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,621	<b>0,001</b> **	0,250	0,931	0,411
Kuolleiden määrä	<b>&lt;0,001</b> ***	0,400	0,610	0,798	<b>0,005</b> **	0,879
Kuolleisuus	<b>&lt;0,001</b> ***	0,157	0,647	0,664	<b>0,076</b> .	0,516
Tiinehtyvyys	<b>&lt;0,001</b> ***	0,218	<b>0,028</b> *	0,529	—	0,798

Tilastollisen merkitsevyyden koodit: 0 \*\*\* 0,001 \*\* 0,01 \* 0,05 . 0,1

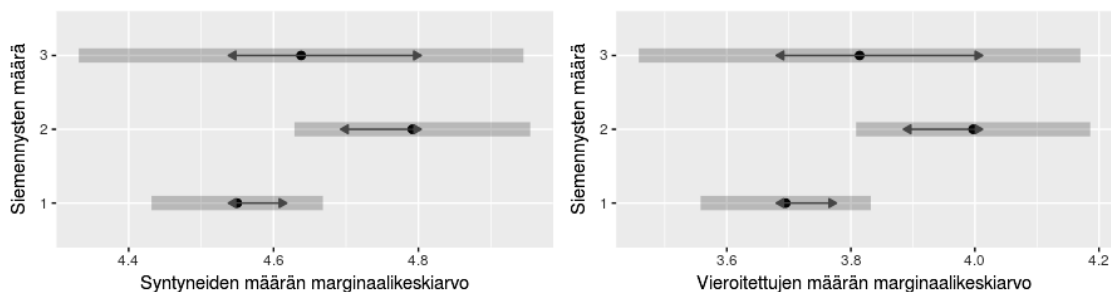
Syntymääjan vaikutus ikään 1. siemennyksessä oli lineaarinen: mitä myöhemmin naaras oli syntynyt, sen nuorempi se oli ensimmäisellä siemennyskerralla (kuva 22). Keinosiemennyksellä hedelmöitetyt hopeaketut olivat keskimäärin 1,8 päivää vanhempia ensimmäisellä siemennyskerralla kuin luonnollisesti astutetut. Vähintään kolme kertaa siemennetyt hopeaketut olivat keskimäärin 2,2/2,8 päivää vanhempia kuin yksi/kaksi kertaa siemennetyt.

Syntyneiden pentujen määrä oli keskimäärin 0,24 pentua suurempi kaksi kertaa siemennetyillä kuin yhden kerran siemennetyillä hopeaketuilla (kuva 23). Vähintään kolme kertaa siemennettyjen hopeakettujen syntyneiden pentujen määrä ei eronnut merkitsevästi muista alaluokista. Syntyneiden pentujen määrä ei eronnut merkitsevästi missään penikointiajan

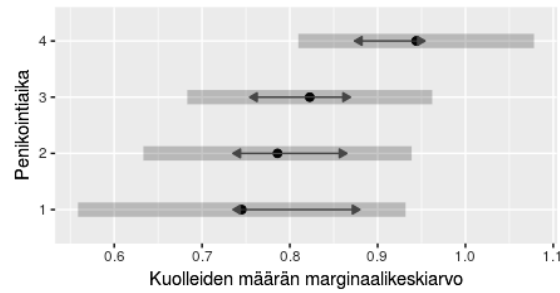
alaluokassa Tukeyn testin perusteella. Vieroitettujen pentujen määrä oli 0,30 pentua suurempi kaksi kertaa siemennetyillä hopeaketuilla kuin yhden kerran siemennetyillä (kuva 23). Kuolleiden pentujen määrä oli 0,1 – 0,2 pentua pienempi penikointiajan luokassa 4 kuin muissa luokissa (kuva 24). Kuolleisuudessa vastaavaa eroa ei ollut minkään penikointiajan alaluokkien välillä.



Kuva 22. Hopeakettujen ikä 1. siemennyksessä. Emän syntymäajan, hedelmöitystavan ja siemennysten määrän alaluokkien vaikutusten marginaalikeskiarvot (musta pallo) sekä niiden 95 %:n luottamusvälit (harmaa palkki) ja Tukeyn testin avulla korjatut arvot (tummanharmaa nuoli).



Kuva 23. Hopeakettujen syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrä. Siemennysten määrän alaluokkien vaikutusten marginaalikeskiarvot (musta pallo) sekä niiden 95 %:n luottamusvälit (harmaa palkki) ja Tukeyn testin avulla korjatut arvot (tummanharmaa nuoli).



Kuva 24. Hopeakettujen kuolleiden pentujen määrä. Penikointiajan alaluokkien vaikutusten marginaalikeskiarvot (musta pallo) sekä niiden 95 %:n luottamusvälit (harmaa palkki) ja Tukeyn testin avulla korjatut arvot (tummanharmaa nuoli).

Taulukko 27. Tilastollisesti merkitsevien kiinteiden tekijöiden alaluokkien vaikutus pentutulosominaisuuksiin marginaalikeskiarvoilla (EMM) ilmaistuna.

Ominaisuus	Kiinteä tekijä	Alaluok.	EMM $\pm$ SE	95% luot. väli
Ikä 1. siemennyksessä	Hedelmöitystapa	1	317,95 $\pm$ 0,64	316,69 – 319,21
		2	319,76 $\pm$ 0,37	319,04 – 320,48
	Siemennysten määrä	1	317,74 $\pm$ 0,32	317,11 – 318,37
		2	318,29 $\pm$ 0,45	317,42 – 319,17
		3	320,53 $\pm$ 0,82	318,91 – 322,14
	Emän syntymäaika	1	331,67 $\pm$ 0,45	330,79 – 332,54
		2	322,71 $\pm$ 0,44	321,85 – 323,57
		3	314,95 $\pm$ 0,47	314,03 – 315,86
		4	306,09 $\pm$ 0,55	305,02 – 307,17
Syntyneiden määrä	Siemennysten määrä	1	4,55 $\pm$ 0,06	4,43 – 4,67
		2	4,79 $\pm$ 0,08	4,63 – 4,95
		3	4,64 $\pm$ 0,16	4,63 – 4,95
	Penikointiaika	1	4,58 $\pm$ 0,11	4,36 – 4,80
		2	4,61 $\pm$ 0,09	4,43 – 4,79
		3	4,68 $\pm$ 0,08	4,52 – 4,85
		4	4,77 $\pm$ 0,08	4,61 – 4,92
Vieroitettujen määrä	Siemennysten määrä	1	3,69 $\pm$ 0,07	3,56 – 3,82
		2	4,00 $\pm$ 0,10	3,81 – 4,19
		3	3,81 $\pm$ 0,18	3,46 – 4,17
Kuolleiden määrä	Penikointiaika	1	0,75 $\pm$ 0,10	0,56 – 0,93
		2	0,79 $\pm$ 0,08	0,63 – 0,94
		3	0,82 $\pm$ 0,07	0,68 – 0,96
		4	0,94 $\pm$ 0,07	0,81 – 1,08
Kuolleisuus	Penikointiaika	1	0,17 $\pm$ 0,02	0,13 – 0,21
		2	0,18 $\pm$ 0,02	0,14 – 0,21
		3	0,19 $\pm$ 0,02	0,16 – 0,22
		4	0,20 $\pm$ 0,01	0,17 – 0,23

#### 6.2.4 Hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponentit ja periytymisasteet

Hopeakettujen ensimmäisen penikointikerran pentutulokseen vaikuttavien ominaisuuksien varianssikomponenttien arvioinnissa voitiin käyttää epäinformatiivista prioria non-I1 (taulukko 11).

Ominaisuuksien periytymisasteet vaihtelivat välillä 0,075 (tiinehtyvyys) ja 0,300 (ikä 1. siemennyksessä) (taulukko 28). Hopeakettujen pentulukumääriin ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet asettuivat pienelle alueelle ja olivat noin 0,10, kuten siniketuillakin. Ensimmäisen siemennyksen iän tilastollisessa mallissa oli satunnaistekijänä eläimen lisäksi yhteinen pentueympäristö, jonka osuuden posteriorijakauman keskiarvo oli 0,218.

Minkään pentutulokseen liittyvän ominaisuuden periytymisasteen posteriorijakauman 95 %:n uskottavuusalue ei sisältänyt 0:aa. Tämä uskottavuusalue oli pisin ensimmäisen siemennyksen iän analyysissä.

Epäinformatiivisen priorin käytön vuoksi luotettavan posteriorijakauman (heikoiten sekoittuvan parametrin ESS > 100) muodostamista varten oli iteraatiokierrosten määrää nostettava vastaaviin informatiivisella priorilla tehtyihin sinikettuaineiston ajoihin verrattuna.

Taulukko 28. Hopeakettujen pentutulosominaisuuksien periytymisasteet ( $h^2$ ), additiiviset geneettiset varianssit ( $\sigma_a^2$ ) ja residuaalivarianssit ( $\sigma_e^2$ ), sekä iän 1. siemennyksessä yhteisen pentueympäristön varianssi ( $\sigma_c^2$ ) sekä yhteisestä pentueympäristöstä johtuvan vaihtelun osuus ( $c^2$ ).

Ominaisuus	$n$	Priori	$h^2$	95% HPD	$\sigma_a^2$	95% HPD	ESS	$\sigma_e^2$	95% HPD	ESS
Syntyneiden lukumäärä	6342	non-I1	0,099	0,048 – 0,155	0,263	0,119 – 0,407	822	2,395	2,238 – 2,548	1307
Vieroitettujen lukumäärä	6342	non-I1	0,097	0,046 – 0,150	0,345	0,156 – 0,534	868	3,228	3,025 – 3,431	1515
Kuolleiden lukumäärä	6342	non-I1	0,103	0,053 – 0,157	0,199	0,100 – 0,304	981	1,738	1,628 – 1,849	1587
Kuolleisuus	6342	non-I1	0,106	0,058 – 0,162	0,010	0,005 – 0,014	1108	0,081	0,076 – 0,086	1864
Tiinehtyvyys	4362	non-I1	0,075	0,026 – 0,167	0,001	0,0001 – 0,001	1459	0,096	0,092 – 0,100	85204
Ikä 1. siemennyksessä	3678	non-I1	0,300	0,192 – 0,412	27,460	16,89 – 38,30	809	44,060	37,58 – 50,43	1201
			$c^2$	95% HPD	$\sigma_c^2$	95% HPD	ESS			
Ikä 1. siemennyksessä	3678	non-I1	0,218	0,163 – 0,274	19,880	14,680	1961			

Priori = Varianssikomponenttien estimoinnissa käytetty priorijakauma (taulukko 11)

95% HPD = Estimaatin 95% uskottavuusalue

ESS = Tehollinen otoskoko (Effective Sample Size)

### 6.2.5 Hopeakettujen pentueisän vaikutus pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin

Pentueisän vaikutusta hopeakettujen pentulukumääriin ja kuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin arvioitiin epäinformatiivisella priorilla non-I1 (taulukko 11).

Kuten siniketuillakin, saadut emäkohtaiset periytymisasteet olivat hieman korkeampia kuin yksinkertaisella eläinmallilla arvioituna (taulukko 29). Syntyneiden pentujen periytymisaste oli 0,110; vieroitettujen 0,108; kuolleiden 0,136 ja kuolleisuuden 0,130. Minkään ominaisuuden periytymisasteen 95 %:n uskottavuusalue ei kulkenut 0:n yli.

Myöskään pentueen isästä johtuvan vaihtelun 95 %:n uskottavuusalueet eivät kulkeneet 0:n yli. Vaihtelun osuus oli syntyneiden pentujen määrässä 0,040; vieroitettujen ja kuolleiden 0,038; ja kuolleisuuden 0,042 (taulukko 29).

### 6.2.6 Hopeakettujen pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettiset ja fenotyypiset korrelaatiot

Syntyneiden pentujen määrän ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettinen korrelaatio oli 0,494 (taulukko 30). Uskottavuusalue oli suuri, mutta ei sisältänyt 0:aa. Muiden ominaisuuksien geneettisten korrelaatioiden posteriorijakaumien 95 %:n uskottavuusalueet sisälsivät 0:n, eivätkä korrelaatiot olleet tilastollisesti 0:sta poikkeavia.

Fenotyypiset korrelaatiot olivat kaikissa ominaisuuksissa nolasta poikkeavia, mutta matalia (0,130 – 0,187) (taulukko 30). Fenotyyppisten korrelaatioiden 95 %:n uskottavuusalueet olivat huomattavasti geneettisten korrelaatioiden uskottavuusalueita pienempiä.

Taulukko 29. Hopeakettujen emäkohtaiset periytymisasteet ( $h^2$ ), additiiviset geneettiset varianssit ( $\sigma_a^2$ ) ja residuaalivarianssit ( $\sigma_e^2$ ), sekä pentueen isästä johtuva varianssi ( $\sigma_{sI}^2$ ) sekä pentueen isästä johtuvan vaihtelun osuus ( $h_s^2$ ).

Ominaisuus	$n$	Priori	$h^2$	95% HPD	$\sigma_a^2$	95% HPD	ESS	$\sigma_e^2$	95% HPD	ESS
Syntyneiden lukumäärä	3264	non-I1	0,110	0,054 – 0,180	0,305	0,134 – 0,482	243	2,357	2,157 – 2,562	500
Vieroitettujen lukumäärä	3264	non-I1	0,108	0,057 – 0,182	0,403	0,190 – 0,656	247	3,189	2,906 – 3,457	510
Kuolleiden lukumäärä	3264	non-I1	0,136	0,073 – 0,211	0,281	0,142 – 0,431	334	1,710	1,550 – 1,864	577
Kuolleisuus	3264	non-I1	0,130	0,067 – 0,210	0,013	0,006 – 0,020	283	0,082	0,074 – 0,089	487
$h_s^2$										
Syntyneiden lukumäärä	3264	non-I1	0,040	0,024 – 0,060	0,110	0,062 – 0,163	394	ESS		
Vieroitettujen lukumäärä	3264	non-I1	0,038	0,023 – 0,057	0,142	0,081 – 0,209	409			
Kuolleiden lukumäärä	3264	non-I1	0,038	0,024 – 0,056	0,078	0,045 – 0,114	434			
Kuolleisuus	3264	non-I1	0,042	0,027 – 0,062	0,004	0,002 – 0,006	489			

Priori = Varianssikomponenttien estimoinnissa käytetty priorijakauma (taulukko 11)

95% HPD = Estimaatin 95% uskottavuusalue

ESS = Tehollinen otoskoko (Effective Sample Size)



Taulukko 30. Hopeakettujen pentutulosominaisuuksien ensimmäisen ja toisen penikointikerran periytymisasteet ( $h^2$ ), additiiviset geneettiset varianssit ( $\sigma_a^2$ ) ja residuaalivarianssit ( $\sigma_e^2$ ), sekä geneettiset ( $r_g$ ) ja fenotyypiset ( $r_p$ ) korrelaatiot. Merkitsevät korrelaatiot on lihavoitu.

Ensimmäisen ja toisen penikointikerran periytymisasteet ja varianssikomponentit											
Ominaisuus	Ikä	<i>n</i>	Priori	<i>h</i> <sup>2</sup>	95% HPD	$\sigma_a^2$	95% HPD	ESS	$\sigma_e^2$	95% HPD	ESS
Syntyneiden lukumäärä	1	6342	non-12	0,117	0,072 – 0,170	0,313	0,185 – 0,449	2220	2,353	2,207 – 2,497	3772
	2	3130	non-12	0,128	0,070 – 0,203	0,278	0,142 – 0,435	1326	1,894	1,726 – 2,052	2472
Vieroitettujen lukumäärä	1	6342	non-12	0,105	0,061 – 0,156	0,375	0,207 – 0,551	1956	3,204	3,004 – 3,391	3557
	2	3130	non-12	0,071	0,030 – 0,130	0,243	0,086 – 0,421	763	3,195	2,964 – 3,428	1874
Kuolleiden lukumäärä	1	6342	non-12	0,117	0,071 – 0,169	0,227	0,130 – 0,323	2232	1,716	1,609 – 1,820	3949
	2	3130	non-12	0,088	0,048 – 0,141	0,135	0,068 – 0,210	1434	1,394	1,294 – 1,491	4086
Kuolleisuus	1	6342	non-12	0,218	0,175 – 0,267	0,020	0,016 – 0,025	7494	0,073	0,069 – 0,078	14861
	2	3130	non-12	0,244	0,192 – 0,304	0,019	0,014 – 0,024	6409	0,059	0,054 – 0,064	15113
Ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettiset ja fenotyypiset korrelaatiot											
Ominaisuus	Ikä	<i>n</i>	Priori	<i>r<sub>g</sub></i>	95% HPD	<i>r<sub>p</sub></i>	95% HPD				
Syntyneiden lukumäärä	1+2	9472	non-12	<b>0,494</b>	<b>0,185 – 0,734</b>	<b>0,150</b>	<b>0,110 – 0,189</b>				
Vieroitettujen lukumäärä	1+2	9472	non-12	0,363	-0,066 – 0,692	<b>0,187</b>	<b>0,143 – 0,230</b>				
Kuolleiden lukumäärä	1+2	9472	non-12	0,342	-0,002 – 0,628	<b>0,137</b>	<b>0,079 – 0,193</b>				
Kuolleisuus	1+2	9472	non-12	0,140	-0,034 – 0,303	<b>0,130</b>	<b>0,066 – 0,193</b>				

Priori = Varianssikomponenttien estimoinnissa käytetty priorijakauma (taulukko 11); 95% HPD = Estimaatin 95% uskottavuusalue; ESS = Tehollinen otoskoko (Effective Sample Size)

### 6.2.7 Hopeakettujen pentujen lukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien väliset geneettiset ja fenotyyppiset korrelaatiot

Hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien korrelaatiot arvioitiin kahden ominaisuuden eläinmallilla epäinformatiivisella priorilla non-I2 (taulukko 11). Syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrän geneettinen korrelaatio oli 0,616 (taulukko 31). Vieroitettujen pentujen määrä oli geneettisesti korreloitunut kuolleiden pentujen määrän ( $-0,464$ ) sekä kuolleisuuden ( $-0,515$ ) kanssa. Kuolleiden pentujen määrän ja kuolleisuuden geneettinen korrelaatio oli 0,680. Muiden ominaisuuksien geneettiset korrelaatiot eivät olleet 0:sta poikkeavia.

Lähes kaikkien pentulukumäärään ja pentujen kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien fenotyyppiset korrelaatiot olivat nollasta poikkeavia (taulukko 31). Ainoa poikkeus oli syntyneiden pentujen määrä ja kuolleisuus, joiden fenotyyppinen korrelaatio ei ollut 0:sta poikkeava. Syntyneiden pentujen määrä oli positiivisesti korreloitunut vieroitettujen (0,695) ja kuolleiden (0,224) pentujen määrän kanssa. Vieroitettujen pentujen määrä oli negatiivisesti fenotyyppisesti korreloitunut kuolleiden pentujen määrän ( $-0,541$ ) ja kuolleisuuden ( $-0,663$ ) kanssa. Kuolleiden pentujen määrä ja kuolleisuus olivat voimakkaasti positiivisesti korreloituneita (0,870). Ikä 1. siemennyksessä ei korreloinut minkään pentutulokseen liittyvän ominaisuuden kanssa.

Taulukko 31. Hopeakettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteiden keskiarvojen vaihteluvälit (diagonaali) sekä fenotyyppiset (alakolmio) ja geneettiset (yläkolmio) korrelaatiot. Tilastollisesti merkitsevät korrelaatioiden keskiarvot on lihavoitu. Suluissa 95% uskottavuusalue.

Ominaisuus	Syntyneet	Vieroitetut	Kuolleet	Kuolleisuus	Ikä 1. siem.
Syntyneet	0,099 – 0,109	<b>0,616</b> (0,37 – 0,78)	0,216 (-0,10 – 0,49)	-0,076 (-0,28 – 0,13)	0,122 (-0,30 – 0,53)
Vieroitetut	<b>0,695</b> (0,68 – 0,71)	0,102 – 0,113	<b>-0,464</b> (-0,68 – -0,18)	<b>-0,515</b> (-0,65 – -0,35)	-0,047 (-0,46 – 0,35)
Kuolleet	<b>0,224</b> (0,20 – 0,25)	<b>-0,541</b> (-0,56 – -0,52)	0,114 – 0,139	<b>0,680</b> (0,55 – 0,77)	0,170 (-0,21 – 0,53)
Kuolleisuus	-0,029 (-0,06 – 0,00)	<b>-0,663</b> (-0,68 – -0,65)	<b>0,870</b> (0,86 – 0,88)	0,167 – 0,231	0,054 (-0,17 – 0,28)
Ikä 1. siemen- nyksessä	0,063 (-0,01 – 0,13)	0,014 (-0,05 – 0,08)	0,057 (-0,01 – 0,13)	0,043 (-0,03 – 0,11)	0,299 – 0,302

## 7 TULOSEN TARKASTELU

### 7.1 Aineisto

Lisääntymisominaisuuksien geneettisen vaihtelun arviointia varten tarvitaan emistä ja pennuista paljon luotettavia havaintoja eri vaiheista. Suomessa pentulukumääriin liittyvä tiedonkeruu on vajavaista. Norjalaisen aineiston käyttö mahdollistikin kattavamman pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien analysoinnin kuin suomalaisesta aineistosta olisi ollut mahdollista. Merkittävää oli etenkin pentukuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien arvioinnin mahdollistuminen.

Hopeakettujen penikointihavaintoja oli noin kaksi kertaa enemmän kuin sinikettujen. Hedelmällisyyteen ja lisääntymiseen liittyvien ominaisuuksien periytymisasteet ovat pääasiassa hyvin matalia, joten niihin liittyvien varianssikomponenttien luotettava arviointi edellyttää suurempia otoskokoja kuin korkeamman periytymisasteen ominaisuuksien (esimerkiksi eläimen koon ja nahan laatuun liittyvien ominaisuuksien).

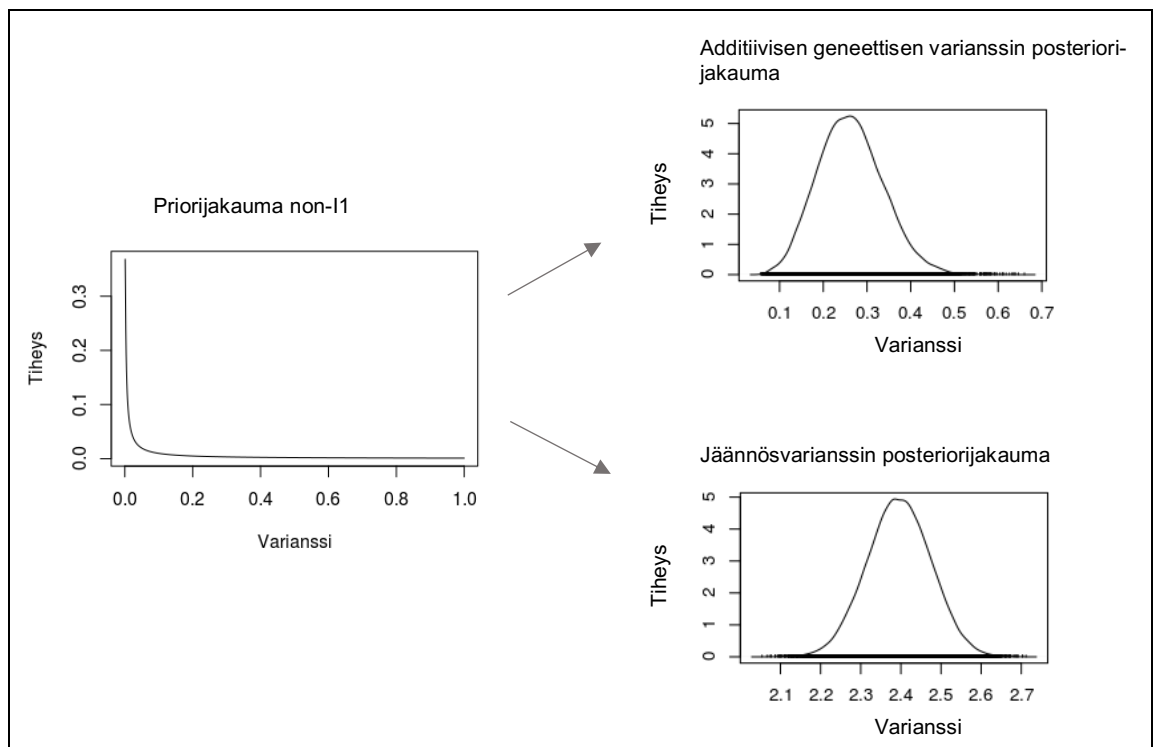
Hopeakettujen penikointihavaintojen määrä oli riittävä pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien arviointia varten. Sinikettujen penikointihavaintojen pienempi määrä sen sijaan asetti haasteita varianssikomponenttien arvioinnissa.

Sekä sinikettujen että hopeakettujen gradeeraustietojen määrä oli riittämätön, jotta niitä olisi voinut käyttää hyväksi tässä tutkimuksessa. Etenkin siniketuilla lihavuus on huomattava ongelma, jonka epäsuotuisa yhteys hedelmällisyysominaisuuksiin on kiistämätön (mm. Peura ym. 2007, Koivula ym. 2009). Eläimen koon ja pentukuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien geneettistä yhteyttä ei ole kuitenkaan tutkittu. Suurempi gradeeraustietojen määrä olisi mahdollistanut myös näiden ominaisuuksien yhteisvaihtelun selvittämisen.

## **7.2 Menetelmät**

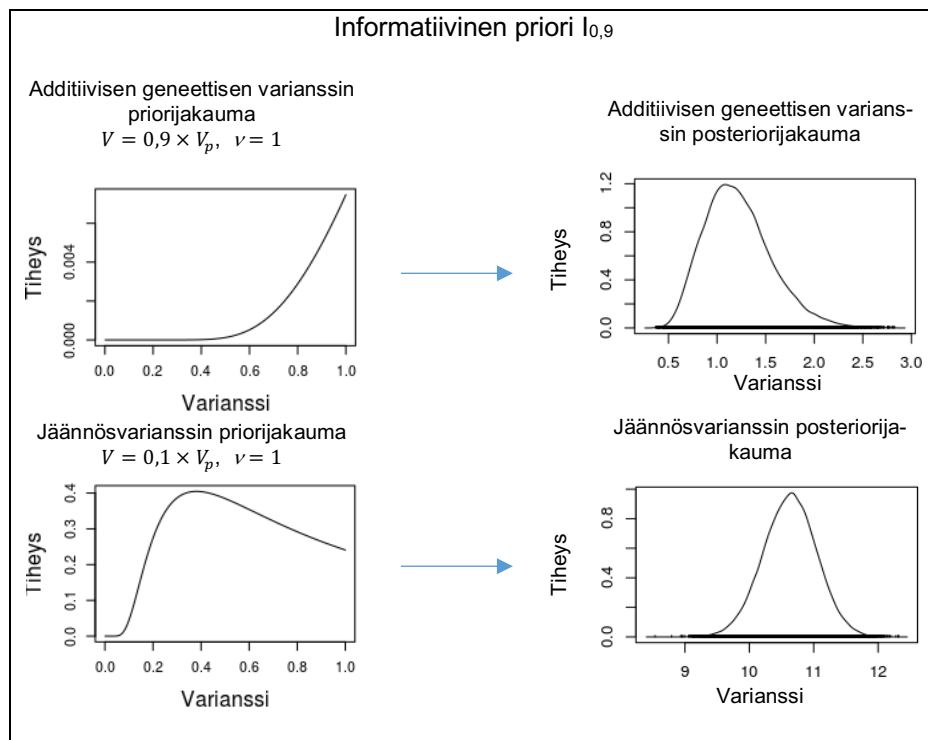
Kiinteät tekijät varianssikomponenttien arvioinnissa käytettyihin tilastollisiin malleihin valittiin tilastollisen merkitsevyyden ja mallien yhdenmukaisuuden perusteella. Käytännössä joidenkin ominaisuuksien analysoinnissa käytettyihin tilastollisiin malleihin sisällytettiin myös sellaisia kiinteitä tekijöitä, jotka eivät olleet tilastollisesti merkitseviä. Myös vain tilastollisesti merkitsevät kiinteät tekijät sisältäviä malleja kokeiltiin, eikä ei-merkitsevien kiinteiden tekijöiden sisällyttäminen malliin vaikuttanut varianssikomponenttien arvioihin.

Bayesläisten menetelmien käyttö mahdollisti pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien koko posteriorijakauman arvioinnin pelkän piste-estimaatin ja keskivirheen sijaan. Menetelmän tuomat haasteet liittyivät enimmäkseen sopivan priorin valintaan. Tutkimuksessa tarkasteltujen pentutulosominaisuuksien varianssikomponentit olivat pääasiassa numeroarvoltaan pieniä, eikä tutkimuksessa käytetty epäinformatiivinen priorinon-I1 välttämättä sovellu tällaisten ominaisuuksien varianssikomponenttien arviointiin. Hopeakettujen aineiston koko ilmeisesti kompensoi tätä ongelmaa, ja kaikki hopeakettujen pentutulosominaisuuksiin liittyvät analyysit voitiin tehdä epäinformatiivisen priorin avulla. Kaikkien priorinon-I1 avulla muodostettujen posteriorijakaumien huiput olivat erillään priorijakauman moodista (0,001). Kuvassa 25 on esimerkki hopeakettujen syntyneiden pentujen määrän additiivisen geneettisen varianssin sekä jäännösvarianssin posteriorijakaumista epäinformatiivista prioria non-I1 käyttäen.

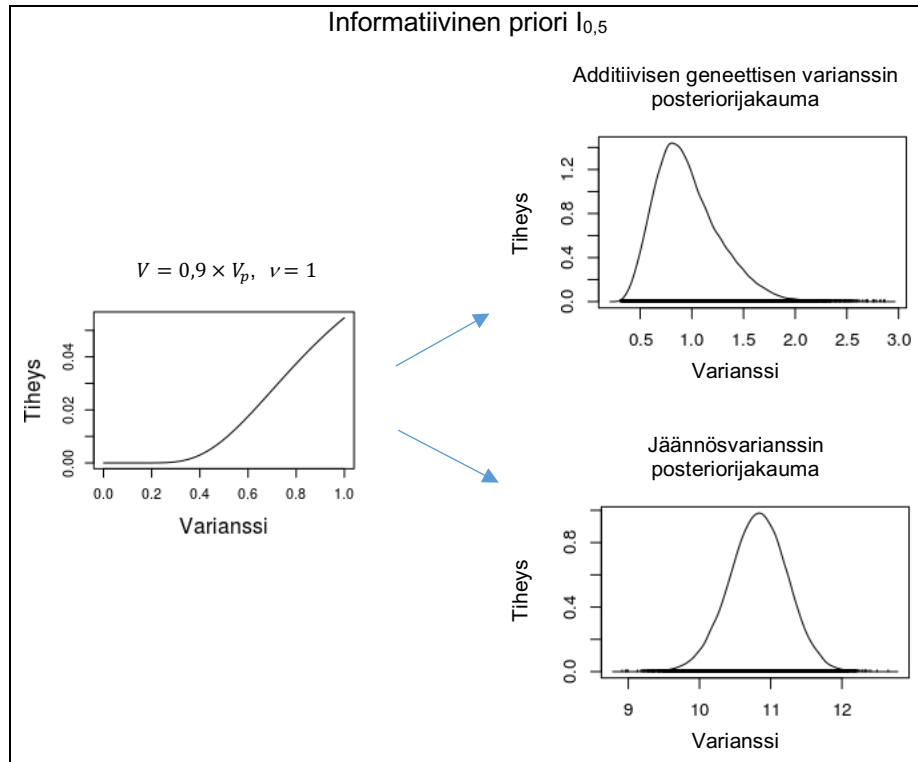


Kuva 25. Hopeakettujen syntyneiden pentujen määrän varianssikomponenttien posteriorijakaumat epäinformatiivista prioria non-I1 käyttäen.

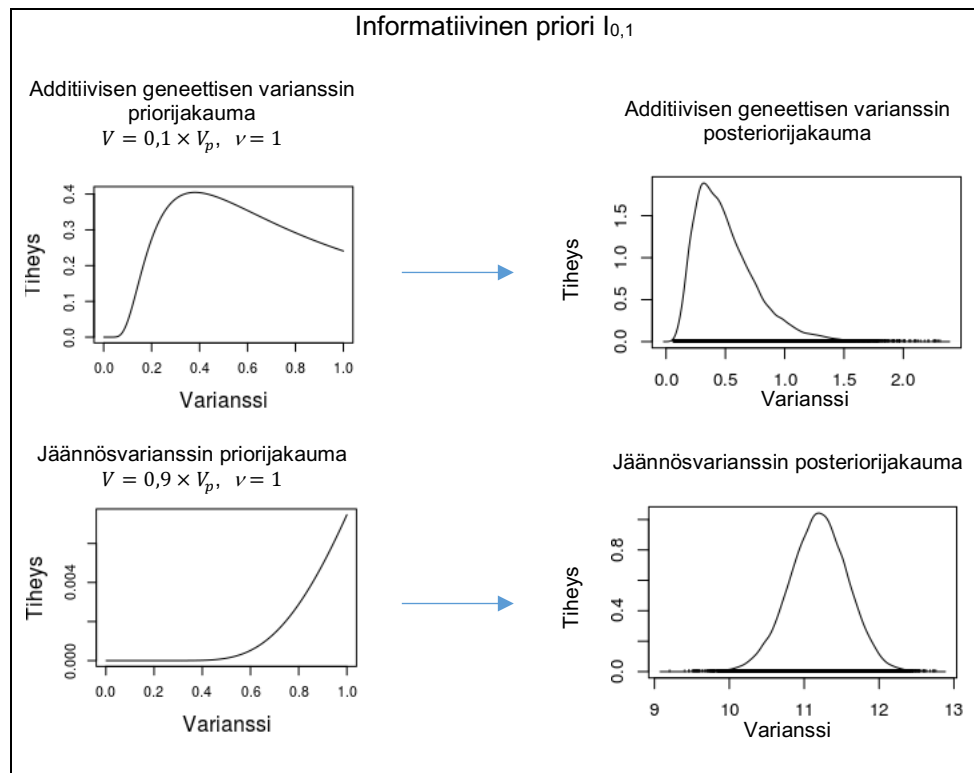
Sinikettujen aineisto oli pienempi, ja ilmeisesti sen takia epäinformatiivisen priorin käyttö pentulukumääriin ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien arvioinnissa ei onnistunut. Ongelma ratkaistiin käyttämällä informatiivista prioria, mikä puolestaan herättää kysymyksen siitä, kuinka paljon priorilla vaikuttaa saatuihin varianssikomponentteihin. Tämän vuoksi sinikettujen pentulukumäärien ja kuolleisuuden varianssikomponentit arvioitiin ensin kolmen erilaisen informatiivisen priorin avulla. Priorilla oli vaikutusta saatuihin periytymisasteen arvioihin, mutta erot olivat suhteellisen pieniä. Kuvissa 26 – 28 on esimerkkejä syntyneiden pentujen varianssikomponenttien posteriorijakaumien muodostamisesta kolmea eri informatiivista prioria käyttäen. Tarkkojen piste-estimaattien tarkastelun sijaan oleellisempaa on tarkastella periytymisasteiden 95 %:n uskottavuusalueita ja niiden suuruusluokkia.



Kuva 26. Sinikettujen syntyneiden pentujen määrän varianssikomponenttien posteriorijakaumat (taulukko 19) informatiivista prioria  $I_{0,9}$  (taulukko 11) käyttäen.



Kuva 27. Sinikettujen syntyneiden pentujen määrän varianssikomponenttien posteriorijakaumat informatiivista prioria  $I_{0,5}$  käyttäen.



Kuva 28. Sinikettujen syntyneiden pentujen määrän varianssikomponenttien posteriorijakaumat informatiivista prioria  $I_{0,1}$  käyttäen.

Hopeakettujen kahden ominaisuuden malleissa käytettiin epäinformatiivista prioria non-I2. Käytetty prior on informatiivisempi kuin yhden ominaisuuden malleissa käytetty epäinformatiivinen prior. De Villemereuilin (2012) mukaan prioria non-I1 paremmin vastaava prior voitaisiin määrittää parametrein

$$V = \begin{pmatrix} \frac{0,002}{1,002} & 0 \\ 0 & \frac{0,002}{1,002} \end{pmatrix}, v = 1,002$$

Kyseinen prior saattaa kuitenkin aiheuttaa epästabiiliutta MCMC-ketjussa, esimerkiksi arvojen pysähtymistä 0:aan vs. 1:een. Myös näillä parametreilla määritettyä kahden ominaisuuden prioria kokeiltiin ilman tyydyttäviä tuloksia.

Kaikissa analyyseissa tavoitteena oli, että heikoimmin sekoittuvan varianssikomponentin tehollinen otoskoko olisi vähintään 100. Tähän päästiin yrityksen ja erehdyksen kautta. Tilastollisesta mallista ja aineistosta riippuen iteraatiokierrosten määrä vaihteli 300 000:sta (sinikettujen yhden ominaisuuden eläinmallit) 1 500 000:een (hopeakettujen kahden ominaisuuden eläinmallit). Käytännössä toteutuneet teholliset otoskoot olivat keskimäärin huomattavasti suurempia kuin 100.

### 7.3 Pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien perinnöllinen vaihtelu

#### 7.3.1 Ikä 1. siemennyksessä

Valojakson pituudella on huomattava vaikutus kiiman alkamiseen. Mitä myöhemmin naaras on syntynyt edellisenä vuonna, sitä nuorempi se on seuraavana keväänä tullessaan sukukypsäksi, ja ensimmäisen kiiman alkaessa.



Myöhemmin syntyneet naaraat eivät ole penikointikauden alkaessa välttämättä yhtä kehittyneitä kuin aiemmin syntyneet naaraat, mikä saattaa vaikuttaa negatiivisesti pentuekokoihin.

Syntymääjan lisäksi sinikettujen ensimmäisen siemennyksen ikään vaikuttaa myös se, kuinka monta kertaa naaras siemennetään samaan kiimaan. Siittiöt säilyvät hedelmöittämiskykyisinä joitakin päiviä siemennyksen jälkeenkin, jolloin etenkin useamman kerran siemennettäessä ensimmäinen siemennyskerta voidaan ajoittaa jo ennen optimaalista siemennysajankohdtaa. Mikäli naaras siemennetään vain kerran, optimaalista siemennysajankohdtaa odotetaan ehkä pidempään. Toisaalta hopeaketuilla siemennysten määrän vaikutus oli päinvastainen.

Sinikettujen ensimmäisen siemennyksen ikään vaikuttaa myös sukusiitosaste: ne eläimet, joilla oli korkeampi sukusiitosaste, tulivat myöhemmin kiimaan. Sukusiitoksen tiedetään heikentävän sekä elinvoimaa että hedelmällisyyttä (Valberg Nordrum, 1994). Toisaalta sinikettujen sukusiitosasteet ovat pääasiassa hyvin matalia, eikä sukusiitosasteen nousu ole koko populaation tasolla uhka sinikettujen hedelmällisyydelle. Yksittäisten paritusten kohdalla sukusiitosta tulisi kuitenkin välttää.

Sinikettujen ensimmäisen siemennyksen iän periytymisasteen arvioksi saatiin sekä yhden että kahden ominaisuuden eläinmalleilla 0,25. Yhteisen pentueympäristön osuus vaihtelusta oli 0,16. Emän hoitokyvyllä ja pentueen sisäisellä kilpailulla on siis vaikutusta naaraan kasvuun ja sukukypsyysiän saavuttamiseen. Hopeakettujen ensimmäisen siemennysiän periytymisasteen arvio oli hieman korkeampi 0,30 (yhteisen pentueympäristön osuus 0,22). Aiemmin saadut periytymisasteen arviot ovat olleet matalampia, ja emän yhteisen syntymäpentueen ympäristön osuudet vastaavasti korkeampia (Peura ym. 2007, Koivula ym. 2010).

Ensimmäisen siemennyksen iän periytymisasteen arviot olivat muihin tutkittuihin pentutulosominaisuuksiin verrattuna korkeampia. Niiden vaihtelukertoimet olivat kaikkein matalimpia molemmilla eläinlajeilla, eli valinnalla saatavat muutokset ovat suhteellisen pieniä.

### 7.3.2 Tiinehtyvyys

Tiinehtyvyys on kategorisena ominaisuutena tarkastelluista pentutulosominaisuuksista haastavin varianssikomponenttien arvioimisen kannalta. Siemennyskertojen määrä vaikutti sinikettujen tiinehtyvyyteen. Mikäli naaras siemennetään yhden kerran, optimaalisen siemennysajankohdan määrittäminen ja näin ollen siementäjän ammattitaito korostuvat. Useammalla siemennyskerralla voidaan kasvattaa sitä todennäköisyyttä, että ainakin yksi siemennys ajoittuu optimaaliseen ajankohtaan.

Sinikettujen tiinehtyvyyden periytymisasteeksi saatiin 0,19, joka on korkeampi kuin aikaisemmissa tutkimuksissa (Koivula ym. 2009, Peura 2003). Periytymisasteen 95 %:n uskottavuusalue oli myös suuri; 0,044 – 0,401. Hopeakettujen tiinehtyvyyden periytymisaste oli sinikettujen arviota matalampi (0,075) ja 95 %:n uskottavuusalue lyhyempi (0,026 – 0,167). Uskottavuusalueiden erot heijastavat aineistokokojen erilaisuutta. Sinikettujen tiinehtymishavaintojen määrä oli mahdollisesti tässä tutkimuksessa liian pieni luotettavaan periytymisasteen arvioimiseen.

### 7.3.3 Syntyneiden ja vieroitettujen pentujen määrä

Sinikettujen ensimmäisellä penikointikerralla syntyneiden pentujen määrän periytymisasteet vaihtelivat 0,04:sta 0,10:een. Sekä syntyneitä että vieroitettuja pentuja oli enemmän viimeisessä penikointiaikaluokassa. Pentueen isän osuus syntyneiden määrän vaihtelusta oli 0,06. Pentueen isä voi vaikuttaa syntyneiden pentujen määrään ainakin sperman laadun kautta. Aiemmissa

tutkimuksissa pentueen isän vaikutukselle ei ole saatu arviota pentulukumääriin liittyvissä ominaisuuksissa. Sereniuksen ym. (2003) mukaan sioilla isän vaikutuksen osuus syntyneiden porsaiden määrästä on 0,01 – 0,03.

Sinikettujen toisen penikointikerran syntyneiden pentujen määrän periytymisaste oli 0,17. Ensimmäisen ja toisen penikointikerran syntyneiden pentujen määrälle ei löydetty geneettistä korrelaatiota, ja myös fenotyyppinen korrelaatio oli matala (0,14).

Hopeaketuilla sekä syntyneiden että vieroitettujen pentujen määrä oli suurempi kaksi kertaa siemennetyillä kuin kerran siemennetyillä emillä. Hopeakettujen ensimmäisellä penikointikerralla syntyneiden pentujen määrän periytymisasteet vaihtelivat 0,10:sta 0,11:een. Vaihtelua oli siis vähemmän kuin sinikettujen periytymisasteen arvioissa. Pentueen isän vaikutuksen osuus vaihtelusta oli 0,04.

Toisen penikointikerran syntyneiden määrän periytymisaste hopeaketuilla oli 0,13. Toisin kuin siniketuilla, hopeakettujen ensimmäisen ja toisen penikointikerran syntyneiden pentujen määrän geneettinen korrelaatio oli keski-suuri 0,49. Tämä viittaa siihen, että syntyneiden pentujen määrä on ainakin osittain samojen geenien säätelemää ensimmäisellä ja toisella penikointikerralla. Fenotyyppinen korrelaatio oli geneettistä korrelaatiota matalampi 0,15. Syntyneiden pentujen määrä oli ainoa ominaisuus, jonka ensimmäisen ja toisen penikointikerran geneettinen korrelaatio oli tilastollisesti merkitsevä.

Sekä sinikettujen että hopeakettujen syntyneiden pentujen määrän periytymisasteen arviot ovat samaa suuruusluokkaa kuin sioilla, mutta matalampia kuin siniketuille aiemmin saatu periytymisasteen arvio 0,21 (Wierzbicki 2004). Syntyneiden pentujen määrä määriteltiin tutkimuksessa ensimmäisen laskentakerran pentulukumääränä. Todellisuudessa pentujen ensimmäisen laskenta on voitu suorittaa eri aikoina, ja on mahdollista, että syntymän ja ensimmäisen laskentakerran välillä osa pennuista on jo kuollut ja jää siten

laskennan ulkopuolelle. Mitä lähempänä syntymää laskenta on suoritettu, sitä tarkemmin siihen liittyvät varianssikomponentit voidaan arvioida. Ominaisuuden täsmällisen määrittelyn tärkeys korostuu matalan periytymisas- teen ominaisuuksissa, jollaisia hedelmällisyysominaisuudet pääasiassa ovat.

Ihanteellista olisi jakaa syntyneiden pentujen määrä elävänä ja kuolleena syntyneisiin pentuihin, kuten emakoilla tehdään (mm. Serenius ym. 2004). Käytännössä tämä saattaa olla hyvin haastavaa, sillä emä hävittää kuolleena syntyneet pentunsa.

Vieroitettujen pentujen määrä on parhaiten emän pentutuotantoa kuvaava ominaisuus. Sinikettujen ensimmäisen penikointikerran vieroitettujen pen- tujen määrän periytymisasasteet vaihtelivat 0,04:stä 0,09:ään, ja pentueen isän osuus vaihtelusta oli 0,05. Toisen penikointikerran vastaava periytymisas- te oli 0,17. Ensimmäisen ja toisen penikointikerran fenotyyppinen korrelaatio oli 0,16.

Hopeakettujen ensimmäisen penikointikerran vieroitettujen pentujen mää- rän periytymisasasteet vaihtelivat 0,10:stä 0,11:een, ja pentueen isän osuus vaihtelusta oli 0,04. Toisen penikointikerran vastaava periytymisas- te oli 0,07. Ensimmäisen ja toisen penikointikerran fenotyyppinen korrelaatio oli 0,19. Vieroitettujen pentujen määrään liittyvä vaihtelu oli siis hyvin saman- kaltaista kuin syntyneiden pentujen määrään liittyvä vaihtelu.

### 7.3.5 Kuolleiden pentujen määrä ja kuolleisuus

Pentukuolleisuuden perinnöllistä taustaa on tutkittu hyvin vähän. Tässä tut- kimuksessa sinikettujen ensimmäisen penikointikerran kuolleiden pentujen määrän periytymisasasteet vaihtelivat 0,06:sta 0,12:een, ja pentueen isän osuus vaihtelusta oli 0,11. Toisen penikointikerran vastaava periytymisas- te oli 0,20. Sinikettujen ensimmäisen ja toisen penikointikerran kuolleiden määrän fenotyyppinen korrelaatio oli 0,19.

Hopeakettujen kuolleiden pentujen määrän periytymisasteet vaihtelivat 0,10:stä 0,14:ään, ja pentueen isän osuus vaihtelusta oli 0,04. Toisen penikointikerran vastaava periytymisaste oli 0,09. Kuolleiden pentujen määrä oli pienempi viimeisessä penikointiaikaluokassa kuin muissa luokissa. Hopeakettujen ensimmäisen ja toisen penikointikerran kuolleiden määrän fenotyyppinen korrelaatio oli 0,14.

Kuolleiden pentujen määrän periytymisasteet olivat samaa suuruusluokkaa kuin pentulukumäärien periytymisasteiden arviot. Ne olivat linjassa myös Wierzbickin (2004) sinikettujen periytymisasteen arvion (0,08) sekä sioilla saatujen tulosten kanssa (Serenius ym. 2004).

Sinikettujen ensimmäisen penikointikerran pentukuolleisuuden periytymisasteet vaihtelivat 0,08:sta 0,14:ään, ja pentueen isän osuus vaihtelusta oli 0,08. Toisen penikointikerran vastaava periytymisaste oli 0,21. Sinikettujen ensimmäisen ja toisen penikointikerran pentukuolleisuuden fenotyyppinen korrelaatio oli 0,23.

Hopeakettujen ensimmäisen penikointikerran pentukuolleisuuden periytymisasteet vaihtelivat 0,11:stä 0,23:een, ja pentueen isän osuus vaihtelusta oli 0,04. Toisen penikointikerran vastaava periytymisaste oli 0,24. Hopeakettujen ensimmäisen ja toisen penikointikerran pentukuolleisuuden fenotyyppinen korrelaatio oli 0,13. Hopeakettujen pentukuolleisuuden periytymisasteen arviot olivat korkeampia kuin sinikettujen.

Siniketuilla pentujen isän osuus kuolleiden pentujen määrän ja kuolleisuuden vaihtelusta oli suurempi kuin syntyneiden ja vieroitettujen määrässä. Pentueen isä voi vaikuttaa pennun elinvoimaan ja kasvuun suoran additiivisen geneettisen vaikutuksen kautta. Tämä pentueen isän aiheuttama vaikutus pennun elinvoimassa saattaa olla ainakin sinikettujen pentutulokseen liittyvän vaihtelun kannalta merkittävämpi tekijä kuin esimerkiksi sperman laadun kautta tuleva vaikutus syntyneiden pentujen määrään.

Molemmissa pentukuolleisuuteen liittyvissä ominaisuuksissa oli perinnöllistä vaihtelua. Sekä siniketuilla että hopeaketuilla pentukuolleisuuteen liittyvissä ominaisuuksissa esiintyi enemmän vaihtelua kuin muissa pentutulokseen liittyvissä ominaisuuksissa ( $cv = 1,30 - 2,17$ ). Tämä mahdollistaa lähtötasoon verrattuna suhteellisen merkittävän parannuksen pentukuolleisuudessa jalostusvalinnan kautta.

#### 7.4 Pentutulosominaisuuksien yhteisvaihtelu

Sinikettunaaraiden ikä ensimmäisessä siemennyksessä ja syntyneiden tai vieroitettujen pentujen määrä ovat fenotyyppisesti heikosti positiivisesti korreloituneita. Edellisenä vuonna aiemmin syntyneet naaraat sekä synnyttävät että vieroittavat enemmän pentuja.

Sinikettujen syntyneiden määrä oli fenotyyppisesti positiivisesti korreloittunut myös vieroitettujen määrän (keskisuuri korrelaatio), kuolleiden pentujen määrän (kohtalainen korrelaatio) ja kuolleisuuden (matala korrelaatio) kanssa. Vieroitettujen ja kuolleiden pentujen määrän kohdalla kyseessä on pitkälti matemaattinen yhteys: syntyneiden pentujen määrä asettaa ylärajan sekä vieroitettujen että kuolleiden pentujen määrälle, jolloin suuremmissa pentueissa on luonnollisesti mahdollista olla enemmän sekä vieroitettuja että kuolleita pentuja. Vieroitettujen pentujen määrän ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien negatiiviset korrelaatiot ovat pitkälti samoin matemaattisia seurauksia: mitä enemmän pentuja kuolee, sen vähemmän niitä vieroitetaan.

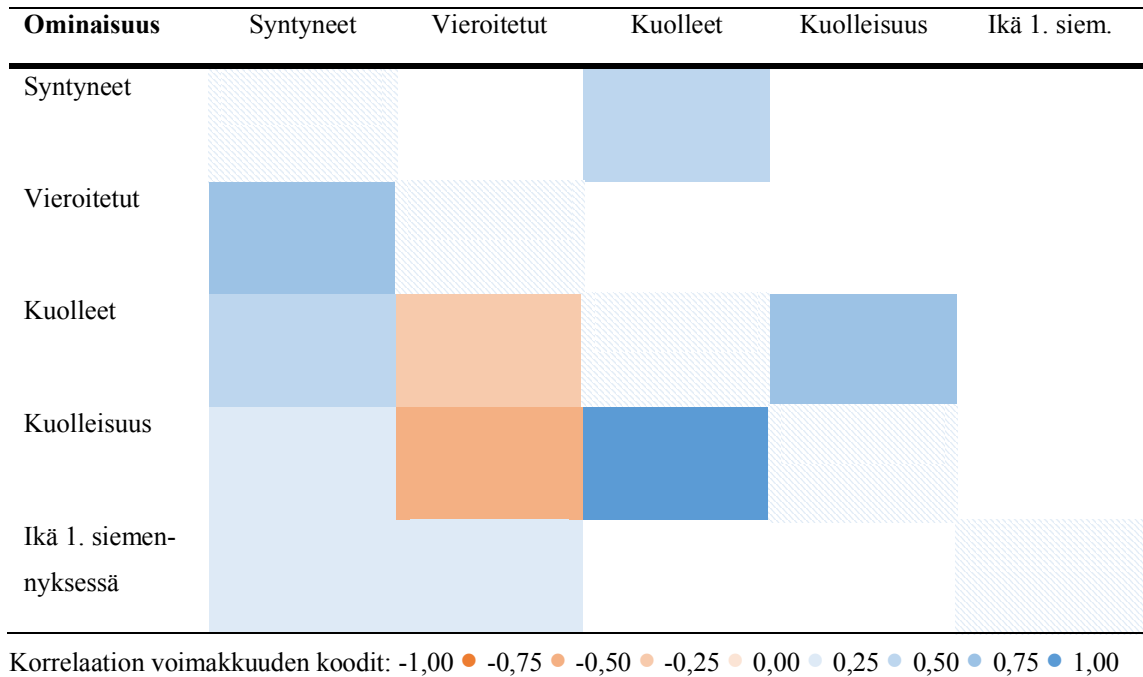
Toisaalta sinikettujen syntyneiden pentujen määrä oli positiivisesti korreloittunut myös kuolleisuuden kanssa. Tämä viittaa siihen, että suurista pentueista kuolee suhteessa enemmän pentuja kuin pienistä pentueista. Ilmiö on todettu aiemmin sioilla (mm. Serenius ym. 2004). Suurissa pentueissa syntymäpainot ovat matalia ja kilpailua resursseista pentujen välillä on enemmän,

jolloin heikoimpien pentujen mahdollisuudet selvitä heikkenevät. Syntyneiden ja kuolleiden pentujen määrän välillä oli myös kohtalainen positiivinen (epäsuotuisa) geneettinen korrelaatio. Toisaalta kuolleisuuden ja syntyneiden pentujen määrän välillä vastaavaa geneettistä korrelaatiota ei ollut. Suurten pentueiden suurempi kuolleisuus onkin mahdollisesti lähinnä ympäristöstä johtuvaa. Kuolleiden pentujen määrän ja kuolleisuuden välillä oli keskisuuri geneettinen korrelaatio. Tämä oli odotettavaa, sillä ominaisuudet ovat hyvin lähellä toisiaan ja kuvaavat samaa asiaa.

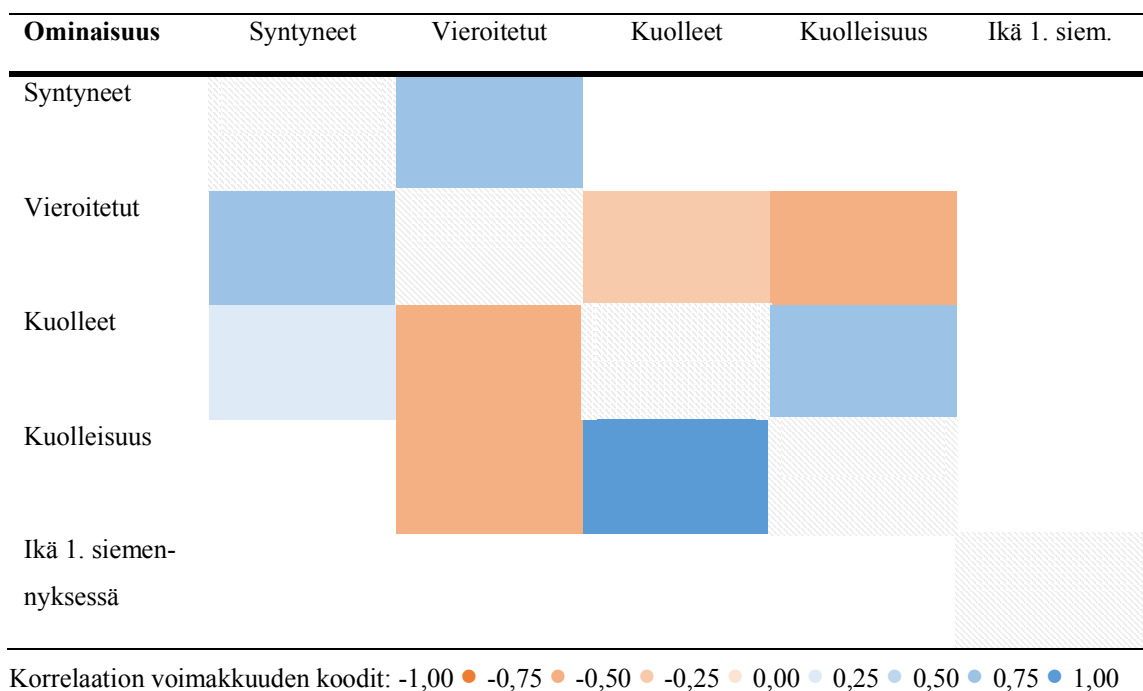
Hopeakettujen syntyneiden pentujen määrän ja vieroitettujen pentujen määrän välillä oli keskisuuri positiivinen fenotyyppinen ja geneettinen korrelaatio. Hopeaketuilla ei ollut samanlaista yhteyttä suuren syntyneiden pentujen määrän ja korkeamman kuolleisuuden välillä kuin siniketuilla. Tämä voi johtua siitä, että hopeakettupentueet ovat keskimäärin pienempiä kuin sinikettupentueet, jolloin samanlaista kilpailuasetelmaa suurten pentueiden pentujen välille ei välttämättä synny. Kuolleiden määrä ja kuolleisuus olivat sekä fenotyyppisesti että geneettisesti negatiivisesti korreloituneita vieroitettujen pentujen määrän kanssa. Korrelaatio on suotuisa ja viittaa siihen, että hopeakettujen pentukuolleisuutta olisi mahdollista pienentää valitsemalla vieroitettujen pentujen määrää.

Yhteenvetona pentulukumäärään ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien välillä ei ole epäsuotuisia geneettisiä korrelaatioita, joten emää kohti saatavien vieroitettujen pentujen määrää voidaan parantaa käyttämällä tietoja hedelmöityksen onnistumisesta, syntyneiden määrästä ja kuolleisuudesta.

Taulukko 32. Sinikettujen pentutulosominaisuuksien geneettisten (yläkolmio) ja fenotyypisten (alakolmio) korrelaatioiden suuruusluokat. Punainen väri viittaa negatiiviseen korrelaatioon ja sininen väri positiiviseen korrelaatioon. Mitä tummempi väri on, sen voimakkaampi korrelaatio on.



Taulukko 33. Hopeakettujen pentutulosominaisuuksien geneettisten (yläkolmio) ja fenotyypisten (alakolmio) korrelaatioiden suuruusluokat. Punainen väri viittaa negatiiviseen korrelaatioon ja sininen väri positiiviseen korrelaatioon. Mitä tummempi väri on, sen voimakkaampi korrelaatio on.





## 7.5 Tulevaisuuden tutkimusaiheita

Lihavuus on yhteydessä heikompaan hedelmällisyyteen (mm. Peura ym. 2007, Koivula ym. 2009, Koivula ym. 2010). Tässä tutkimuksessa lihavuuden yhteys pentukuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin jäi selvittämättä puutteellisen gradeeraushavaintojen määrän vuoksi. Jotta tulevaisuudessa saataisiin selvitettyä lihavuuden yhteys myös pentukuolleisuuteen liittyviin ominaisuuksiin, tulisi myös emien kuntoluokasta tai koosta kerätä tietoa.

Kaikki tässä tutkimuksessa analysoidut ominaisuudet ovat emän ominaisuuksia. Pentutulokseen vaikuttaa kuitenkin myös pennun omat ominaisuudet, kuten elinvoima ja kasvu, joita arvioitiin pentueen isän kautta. Mahdollisia tutkittavia ominaisuuksia ovat esimerkiksi pennun syntymä- ja vieroituspainojen sekä urosten sperman laadun perinnöllisen vaihtelun määrä. Pentujen kuolinsyiden kirjaaminen voisi mahdollistaa pentukuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien tarkemman määrittelyn ja perinnöllisen taustan tutkimisen. Esimerkiksi hopeaketuilla infantisidikäyttäytyminen on huomattavasti yleisempää kuin siniketuilla ja saattaa johtaa kokonaisten pentueiden menettämiseen (Braastad & Bakken 1993).

Myös emien kestävyys on taloudellisesti tärkeä pentutulokseen liittyvä ominaisuus, jonka perinnöllisestä taustasta on vähän tietoa. Ominaisuutta voisi tutkia esimerkiksi emän tuotannollisen elämän pituutena ensimmäisestä siemennyksestä laskettuna.

## 8 JOHTOPÄÄTÖKSET

- Sinikettujen ja hopeakettujen pentutulosominaisuuksissa on perinnöllistä vaihtelua. Tämä mahdollistaa jalostusvalinnan pentutulokseen liittyvissä ominaisuuksissa.
- Vieroitettujen pentujen määrään vaikuttavasta pentukuolleisuudesta on vähän aiempaa tutkimustietoa. Tulosten perusteella pentukuolleisuuden liittyvissä ominaisuuksissa on perinnöllistä vaihtelua.
- Pentulukumäärien ja kuolleisuuden geneettiseen vaihteluun vaikuttaa myös pentueen isä.
- Emää kohti saatavien vieroitettujen pentujen määrää voidaan parantaa käyttämällä tietoja hedelmöityksen onnistumisesta, syntyneiden määrästä ja kuolleisuudesta. Ominaisuuksien välillä ei ole epäsuotuisia geneettisiä korrelaatioita.
- Tämän tutkimuksen aineisto on kerätty norjalaisilta turkistarhoilta, sillä tällä hetkellä Suomessa pentujen lukumäärä kirjataan ylös vain yhdeltä laskentakerralta. Tällöin tieto kuolleisuudesta jää puuttumaan. Koska tämän tutkimuksen perusteella pentukuolleisuudessa on perinnöllistä vaihtelua, kannattaisi Suomessa laajentaa pentujen lukumäärään liittyvää tiedonkeruuta useampaan laskentakertaan.
- Jotta pentutulokseen ja kuolleisuuteen liittyvien ominaisuuksien perinnöllinen vaihtelu saataisiin arvioitua luotettavasti, tulisi ominaisuudet määritellä mahdollisimman tarkasti. Käytännössä tämä olisi mahdollista esimerkiksi tarkentamalla ja yhdenmukaistamalla pentutulokseen liittyvää tiedonkeruuta. Esimerkiksi pentujen lukumäärän

laskenta olisi hyvä suorittaa mahdollisimman vakioituina ajankoh-  
tina. Mikäli mahdollista, myös esimerkiksi pentujen paino ja kuolinsyy  
olisi hyvä ilmoittaa.

## 9 KIITOKSET

Tahdon esittää tutkielmani ohjaajalle, kotieläintieteen jalostustieteen professori Asko Mäki-Tanilalle tuhannet kiitokset. Ovesi on aina avoinna neuvoa pyytävälle.

Tahdon kiittää Ismo Strandénia ja Jussi Peuraa asiantuntijakommenteista. Kiitokset myös koko Luken biometrisen genetiikan yksikölle. Kiitän Saga Fursia tutkielmassa käytetystä aineistosta.

Kiitos opiskelutovereilleni Essille, Heinille, Helille ja Sonjalle. Kuljimme yhdessä melkoisen matkan. Erityiskiitos Heinille (5x:n derivaatta on viisi). Heli, en unohda hurjaa seikkailuamme koskaan. Kiitos ystävilleni, teistä saan voimaa. Emmi, Katri ja aliupseerioppilaskorpraali Ojala: olette minulle perhe.

Viimeisenä rakkaalle isälleni: kiitos aivan kaikesta. Sinun ansiostasi tämä oli mahdollista. Kiitos kaikesta mitä olet tehnyt, jotta tyttäresi saisi tehdä sitä mitä rakastaa – olla eläinten parissa. Olen ikuisesti kiitollinen ja rakastan sinua.

## LÄHTEET

- Ahlstrøm, Ø. & Wamberg, S. 2000. Milk intake in blue fox (*Alopex lagopus*) and silver fox (*Vulpes vulpes*) cubs in the early suckling period. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 127: 225-236.
- Alonso-Spilsbury, M., Ramirez-Necoechea, R., González-Lozano, M., Mota-Rojas, D. & Trujillo-Ortega, M. 2007. Piglet survival in early lactation: a review. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 6: 76-86.
- Braastad, B.O. & Bakken, M. 1993. Maternal infanticide and periparturient behaviour in farmed silver foxes *Vulpes vulpes*. *Applied Animal Behaviour Science* 36: 347-361.
- Coster, Albart (2013). pedigree: Pedigree functions. R package version 1.4. <https://CRAN.R-project.org/package=pedigree>
- Finney, D.J. & Tattersfield, F. 1952. Probit analysis. Cambridge University Press; Cambridge.
- Gelman, A. 2004. Prior Distributions for Variance Parameters in Hierarchical Models.
- Gelman, A., Carlin, J.B., Stern, H.S., Dunson, D.B., Vehtari, A. & Rubin, D.B. 2013. Bayesian data analysis. CRC press.
- Hadfield J.D., Richardson D.S. & Burke T. 2009. Towards unbiased parentage assignment: combining genetic, behavioural and spatial data in a Bayesian framework.
- Hadfield, Jarrod D. 2010. MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software*, 33(2), 1-22. URL <http://www.jstatsoft.org/v33/i02/>.
- Hernesniemi, T. & Blomstedt, L. 2000. Ketunkasvatuksen taito. Jyväskylä: Gummerus.

- Ilukha, V., Mononen, J., Pyykonen, T., Nurminen, L. & Harri, M. 2002. Survival and growth of blue fox cubs from small and large litters. *Scientifur* 26: 46-46.
- Kenttämies, H., Nordrum, N.V., Brenøe, U.T., Smeds, K., Johannessen, K.R. & Bakken, M. 2002. Selection for more confident foxes in Finland and Norway: Heritability and selection response for confident behaviour in blue foxes (*Alopex lagopus*). *Applied Animal Behaviour Science* 78: 67-82.
- Koivula, M., Mäntysaari, E.A. & Strandén, I. 2009. New fertility traits in breeding value evaluation of Finnish blue fox. *Acta Agriculturae Scand Section A* 59: 131-136.
- Koivula, M., Strandén, I. & Mäntysaari, E.A. 2010. Genetic and phenotypic parameters of age at first mating, litter size and animal size in Finnish mink. *Animal* 4: 183-188.
- Laborda, P., Mocé, M., Blasco, A. & Santacreu, M. 2012. Selection for ovulation rate in rabbits: Genetic parameters and correlated responses on survival rates. *Journal of Animal Science* 90: 439-446.
- Laborda, P., Mocé, M., Santacreu, M. & Blasco, A. 2011. Selection for ovulation rate in rabbits: Genetic parameters, direct response, and correlated response on litter size 1. *Journal of Animal Science* 89: 2981-2987.
- Lenth, Russell. 2018. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.1.2. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- MacEachern, S.N. & Peruggia, M. 2000. Subsampling the Gibbs sampler: Variance reduction. *Statistics & Probability Letters* 47: 91-98.
- Mathevon, M., Buhr, M. & Dekkers, J. 1998. Environmental, management, and genetic factors affecting semen production in Holstein bulls. *Journal of Dairy Science* 81: 3321-3330.
- Mészáros, G., Pálos, J., Ducrocq, V. & Sölkner, J. 2010. Heritability of longevity in Large White and Landrace sows using continuous time and grouped data models. *Genetics Selection Evolution* 42: 13.

- Peura, J., Strandén, I. & Mäntysaari, E. 2013. Profitable blue fox production: Economic values for Finnish blue fox. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A—Animal Science* 63: 2-9.
- Peura, J. 2004. Sinikettujen koon ja hedelmällisyysominaisuuksien perinnölliset tunnusluvut. Helsingin yliopisto, Kotieläintieteen laitos.
- Peura, J., Strandén, I. & Mäntysaari, E.A. 2007. Genetic parameters for Finnish blue fox population: litter size, age at first insemination and pelt size.
- Peura, J., Kempe, R., Strandén, I. & Rydhmer, L. 2016. Risk-rated economic values should be used in blue fox breeding. *Journal of Animal Breeding and Genetics*.
- ProFur, 2016. Tilastot, statistik 2016. [https://profur.fi/sites/default/files/tilastot\\_2016.pdf](https://profur.fi/sites/default/files/tilastot_2016.pdf).
- Pylkkö, P., Ruponen, V., Uunila, E., Sauna-aho, R., Siirilä, P. & Rekilä, T. 2002. Semen quality in blue fox (*Alopex lagopus*). Semen quality in blue fox (*Alopex lagopus*). NJF's Subsection for Fur Animals NJF-Report no. 347 NJF-Seminar no. 347 Vuokatti, Finland 2-4 Octobet 2002. Nordiska Jordbruksforskarens Förening (NJF).
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rekilä, R., Vertanen, P. & Rekilä, T. 2005. Turkistilan ympäristökäsikirja.
- Serenius, T., Sevón-Aimonen, M. & Mäntysaari, E. 2003. Effect of service sire and validity of repeatability model in litter size and farrowing interval of Finnish Landrace and Large White populations. *Livestock Production Science* 81: 213-222.
- Serenius, T., Sevón-Aimonen, M., Kause, A., Mäntysaari, E. & Mäki-Tanila, A. 2004. Selection potential of different prolificacy traits in the Finnish Landrace and Large White populations. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A-Animal Science* 54: 36-43.

- Sevón-Aimonen, M. & Uimari, P. 2013. Heritability of sow longevity and lifetime prolificacy in Finnish Yorkshire and Landrace pigs. *Agricultural and Food Science* 22: 325-330.
- Trut, L.N. 1999. Early Canid Domestication: The Farm-Fox Experiment: Foxes bred for tamability in a 40-year experiment exhibit remarkable transformations that suggest an interplay between behavioral genetics and development. *American Scientist* 87: 160-169.
- Valberg Nordrum, N.M. 1994. Effect of inbreeding on reproductive performance in blue fox (*Alopex lagopus*) vixens. *Acta Agriculturae Scandinavica A-Animal Sciences* 44: 214-221.
- Valtonen, M. & Jalkanen, L. 1993. Species-specific features of oestrous development and blastogenesis in domestic canine species. *Journal of Reproduction and Fertility*. Supplement 47: 133-137.
- Villemereuil, P. 2012. Tutorial. Estimation of a biological trait heritability using the animal model. How to use the MCMCglmm R package. [http://dev-illemereuil.legtux.org/wp-content/uploads/2012/12/tuto\\_en.pdf](http://dev-illemereuil.legtux.org/wp-content/uploads/2012/12/tuto_en.pdf).
- Wierzbicki, H. 2004. Breeding value evaluation in Polish fur animals: Estimates of direct heritability and portion of litter variation of fur coat and reproduction traits. *Czech Journal of Animal Science-UZPI (Czech Republic)* .
- Wierzbicki, H. & Jagusiak, W. 2006. Breeding value evaluation in Polish fur animals: Estimates of (co) variances due to direct and litter effects for fur coat and reproduction traits. *Czech Journal of Animal Science* 51: 39.
- Wierzbicki, H., Peura, J., Filistowicz, A. & Przysiecki, P. 2007. Economic weights for litter size and fur coat traits of arctic fox in Poland. *Journal of Animal and Feed Sciences* 16: 140.



## LIITE 1 Bayesläinen päättely

LIITE 1 on kirjoitettu kirjan Bayesian Data Analysis (Gelman ym. 2013) perusteella.

Bayesläisessä päättelyssä mallin parametreihin liittyvä ennakkotieto (*priorijakauma*) päivitetään otoksesta saatavan tiedon (*uskottavuusjakauma*, *likelihood*) avulla parametrien *posteriorijakaumaksi*

$$\pi(\theta|y) = \frac{\pi(\theta) \pi(y|\theta)}{\pi(y)}$$

jossa:

$\pi$	on todennäköisyysjakauma,
$\theta$	on tuntematon mallin parametrivektori $(\mu, \sigma^2)$ ,
$y$	on havaintovektori,
$\pi(\theta y)$	on parametrien $\theta$ todennäköisyys havainnoilla $y$ ( <i>posteriorijakauma</i> ),
$\pi(\theta)$	on parametrien $\theta$ todennäköisyys ( <i>priorijakauma</i> ),
$\pi(y \theta)$	on havaintojen $y$ todennäköisyys parametreilla $\theta$ ( <i>likelihood</i> ), ja
$\pi(y)$	on havaintojen $y$ todennäköisyys.

Posteriorijakauma voidaan esittää myös helpommin muistettavassa muodossa:

$$\text{Posteriorijakauma} \propto \text{Priorijakauma} \times \text{Likelihood},$$

jossa  $\propto$  tarkoittaa verrannollisuutta.

### L1.1 Priorijakauma ja epäinformatiivinen prior

Priorijakauma on subjektiivinen jakauma, joka heijastelee tutkijan käsityksiä ilmiöstä ennen havaintojen keräämistä. Priorijakauma mahdollistaa siis parametreihin  $\theta$  liittyvän ennakkotiedon yhdistämisen havainnoista saatavaan tietoon mallin parametreihin liittyvän posteriorijakauman estimoinnissa.

Mikäli ilmiöstä ei ole olemassa ennakkokäsitystä tai priorijakauman subjektiivinen vaikutus tahdotaan minimoida, on bayesläisessä analyysissä mahdollista käyttää myös epäinformatiivista prioria. Epäinformatiivinen priori pyritään valitsemaan siten, että sen vaikutus posteriorijakaumaan olisi mahdollisimman vähäinen.

### L1.2 Likelihood

Likelihood kertoo havaintojen  $y$  todennäköisyyden parametreilla  $\theta$ :

$$\mathcal{L}(\theta) = f_{\theta}(x_1, \dots, x_n | \theta)$$

jossa:

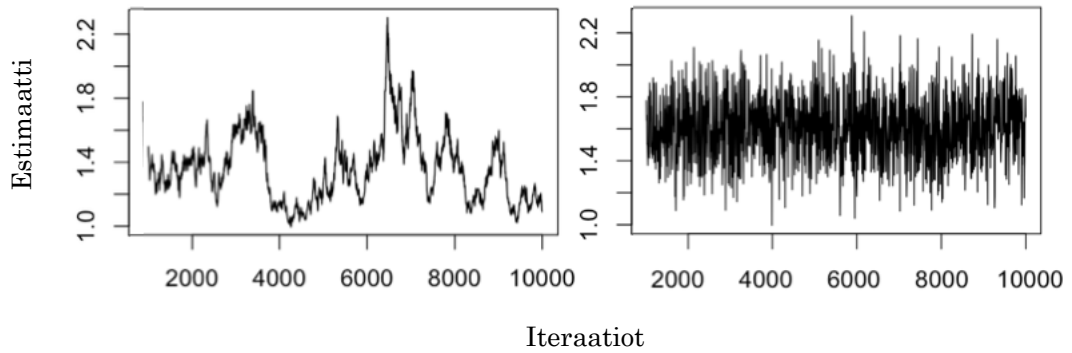
$\theta$	on mallin parametrivektori $(\mu, \sigma^2)$ ,
$(x_1, \dots, x_n)$	on $n$ havainnon otos (aineisto), ja
$f_{\theta}$	on aineiston todennäköisyysjakauman tiheysfunktio.

### L1.3 Posteriorijakauman approksimaatio MCMC-menetelmällä

Posteriorijakauman määrittäminen analyttisesti saattaa olla laskennallisesti hyvin haastavaa, sillä nimittäjän  $\pi(y)$  laskeminen edellyttää moniulotteista integrointia parametrien  $\theta$  ylitse:  $\pi(y) = \int \pi(\theta)\pi(y|\theta)dm(\theta)$ .

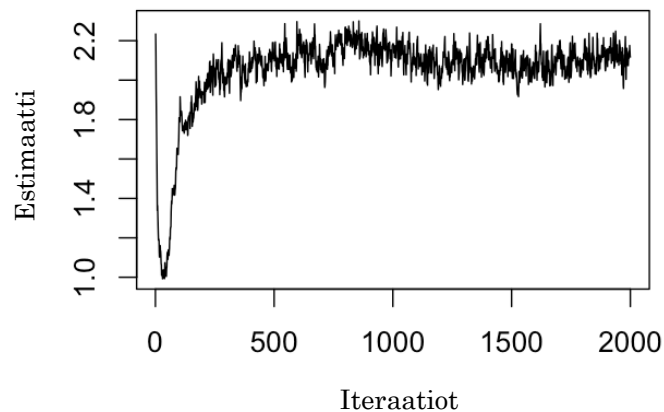
Mikäli posteriorijakaumaa ei voida määrittää analyttisesti, voidaan se approksimoida Markov Chain Monte Carlo (MCMC) –menetelmällä. Tämä perustuu siihen, että posteriorijakauman tiheysfunktion arvo tietyillä parametrien  $\theta = (\mu, \sigma^2)$  arvoilla voidaan määrittää. Sen sijaan että posteriorijakauman tiheysfunktion arvo määritettäisiin systemaattisesti kaikilla  $\mu$  ja  $\sigma^2$  arvoilla, MCMC on stokastinen prosessi eli etenee parametriavaruudessa satunnaisesti. MCMC:n liikkuminen parametriavaruudessa määräytyy MCMCglmm:ssä Metropolisin-Hastingsin algoritmin, siihen perustuvan Gibbsin algoritmin ja *slice samplingin* perusteella.

Posteriorijakauma muodostetaan MCMC:n iteraatiokierrosten tuottamien parametrien estimaattien perusteella. Jotta posteriorijakaumasta voitaisiin muodostaa mahdollisimman luotettava arvio, tulee parametrien estimaatteja olla riittävästi. Tämän lisäksi estimaattien tulisi olla mahdollisimman riippumattomia toisistaan. MCMC:n heikkoutena on kuitenkin korrelaatio ketjun peräkkäisten onnistuneiden iteraatioiden välillä, sillä iteraation edetessä ehdotus uudeksi parametrin arvoksi on riippuvainen tulosten senhetkisistä arvoista. Tällaista aikasarjan havaintojen välistä riippuvuutta kutsutaan *autokorrelaatioksi* (kuva L1.1), ja se vaikuttaa etenkin parametrien estimointiin käytetyn otoksen teholliseen kokoon. Tehollinen otoskoko kertoo, kuinka suuri osuus iteraatiotuloksista on riippumattomia. Autokorrelaatiota on mahdollista vähentää harventamalla poimintaa iterointiketjusta. MCMC-algoritmillemme asetettava harvennusväli, *thinning interval*, määrää kuinka suuri osa iteraatioiden tuloksista tallennetaan lopullisen posteriorijakauman muodostamiseen: mikäli harvennusväliksi asetetaan esimerkiksi 10, posteriorijakauma muodostetaan joka kymmenennen parametrin saadun tuloksen perusteella. Autokorrelaatio ei kuitenkaan itsessään ole syy harventamiseen (MacEachern & Peruggia 2000). Käytännössä harvennusta joudutaan tekemään ensisijaisesti tallennustilan rajallisuuden vuoksi.



Kuva L1.1. Autokorrelaatio. Trendi vasemmanpuoleisen kuvaajan MCMC-ketjun kulussa on merkki autokorrelaatiosta. Oikeanpuoleisen kuvaajan MCMC-ketjussa autokorrelaatio on vähäistä.

Autokorrelaation lisäksi on otettava huomioon, että MCMC-algoritmin muodostaman ketjun alkuosa saattaa poiketa muun ketjun jakaumasta. Algoritmin lähtöarvot saattavat vaikuttaa voimakkaasti ketjun alkuosan arvoihin. Mikäli iteraation alun arvot ovat kaukana jakaumalle tyypillisistä pisteistä, voi näihin pisteisiin liikkuminen eli ketjun konvergoituminen kestää pitkään. Tällaista ketjun alkupään käyttäytymistä kutsutaan *burn-in*-jaksoksi (kuva L1.2). Jotta posteriorijakauma saataisiin määritettyä mahdollisimman luotettavasti, ketjun alkuosan arvoja ei yleensä oteta huomioon posteriorijakauman muodostuksessa.



Kuva L1.2. Burn-in-jakso ketjun alkuosassa ennen konvergoitumista.

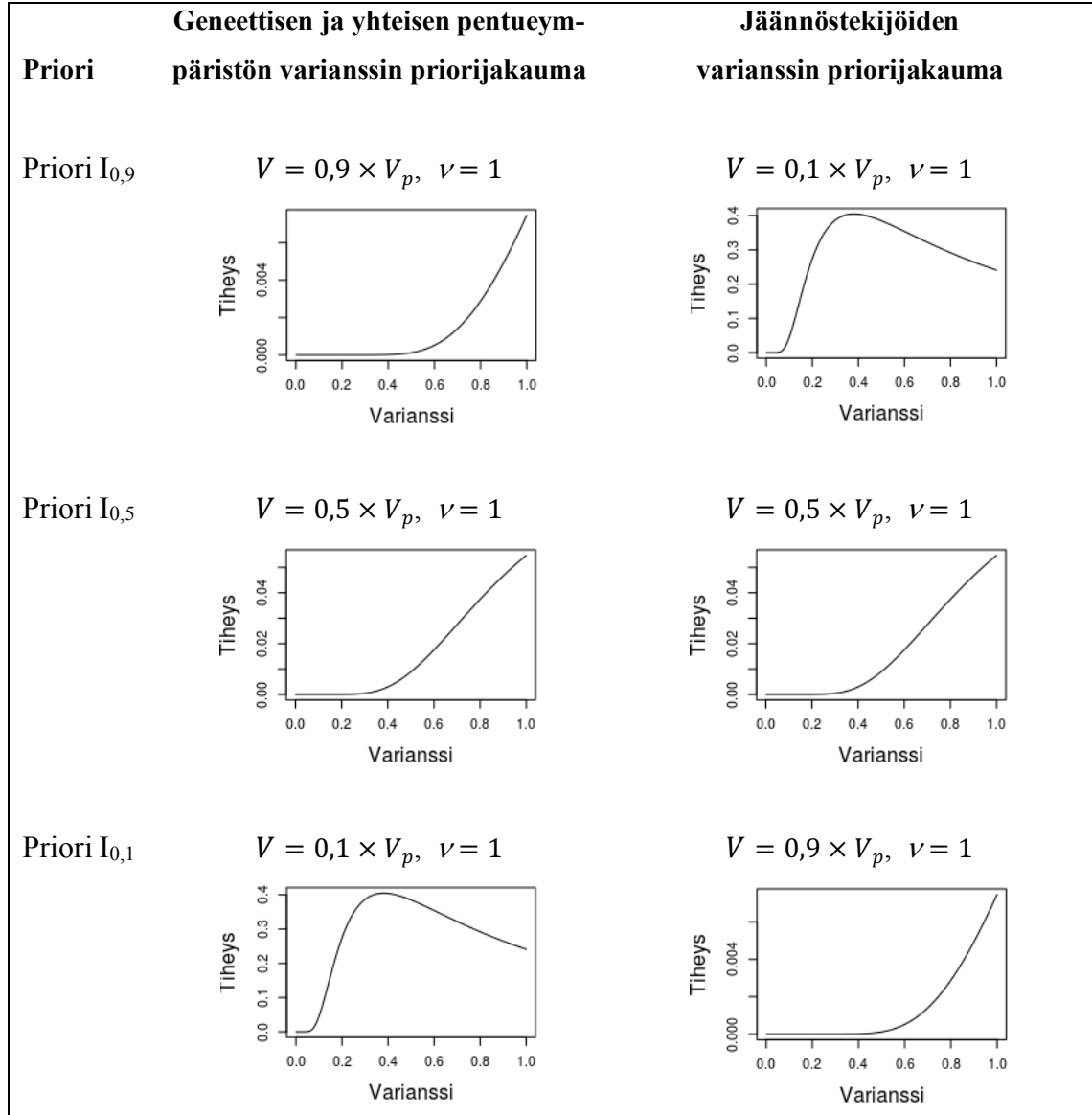
MCMC–menetelmän tuottama tulos vaatii aina jälkitarkastelua tehollisen otoskoon, autokorrelaation sekä konvergenssin suhteen. Näistä tärkein on tehollinen otoskoko: jotta posteriorijakauman approksimaatiota voidaan pitää luotettavana, tehollisen otoskoon tulisi olla vähintään 100.

#### **L1.4 Klassisen ja Bayesläisen lähestymistavan vertailu**

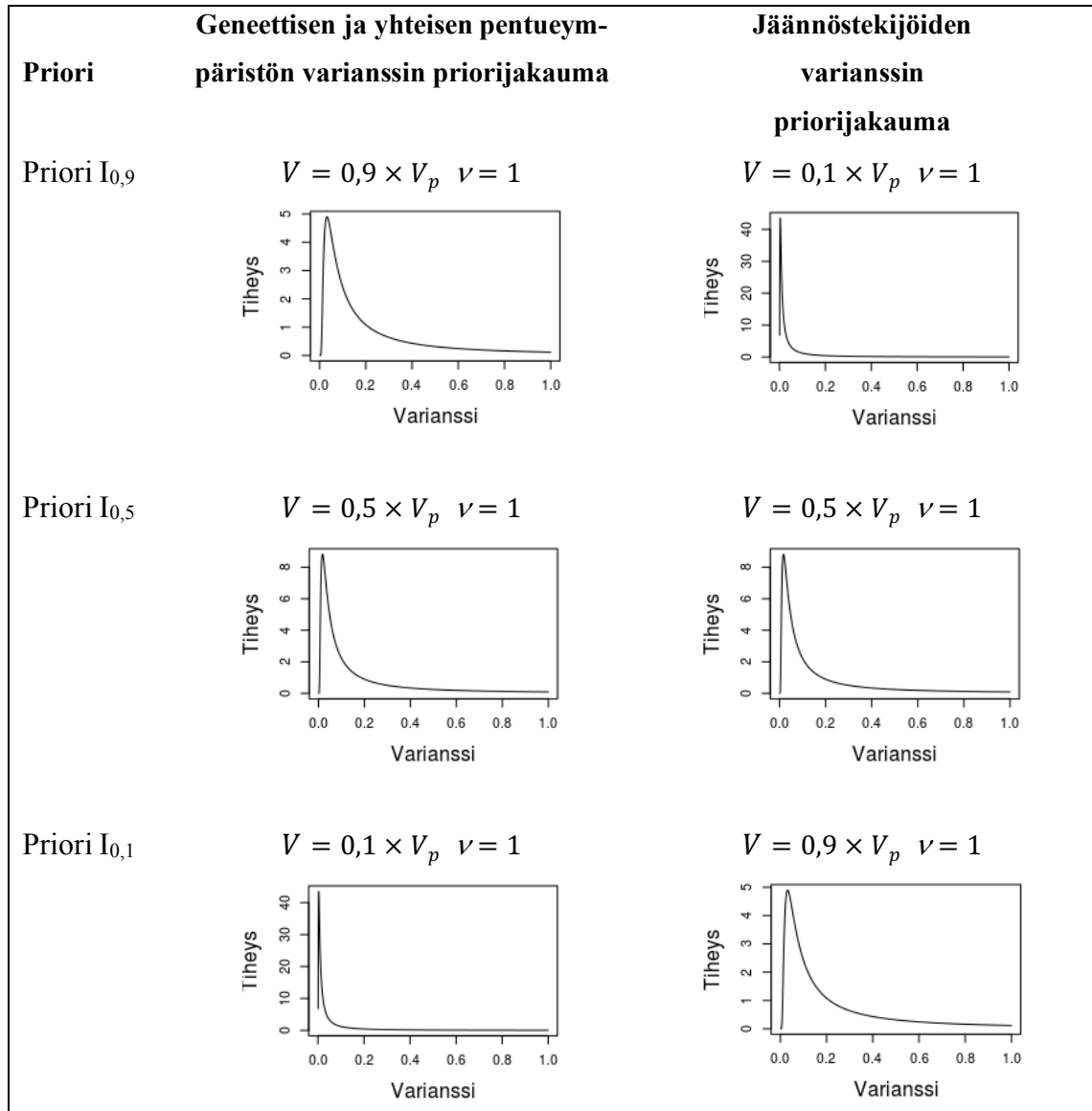
Mikäli mallin parametrien estimoinnissa käytetään epäinformatiivista prioria, bayesläisen analyysin (MCMC) tuottamien tulosten voidaan odottaa olevan yhteneväiset klassisen lähestymistavan (REML) tuottamien tulosten kanssa. Tämä johtuu siitä, että epäinformatiivisen priorin tuottama informaatio posteriorijakaumasta on hyvin pieni suhteessa likelihoodin tuottamaan informaatioon.

Tulosten tulkinta on kuitenkin lähestymistavasta riippuvainen. Eräs bayesläisen lähestymistavan eduista on siinä, että se tuottaa ratkaisuksi esitimoitavien parametrien koko mahdollisten arvojen posteriorijakauman piste-estimaattien sijaan. Tämä mahdollistaa esimerkiksi estimaatteihin liittyvän epävarmuuden arvioinnin ilman oletuksia parametrien otantajakaumasta – onhan koko parametrin posteriorijakauma saatavilla. Tämän lisäksi bayesläisen analyysin tarjoamat parametrien uskottavuusalueet ovat kenties intuitiivisemmin tulkittavissa kuin klassisen tilastotieteen luottamusvälit. Bayesläinen uskottavuusalue ilmaisee sen todennäköisyyden (esimerkiksi 95%), jolla todellinen parametrin arvo asettuu annetulle uskottavuusalueelle. Klassisen tilastotieteen luottamusvälissä asetelma on erilainen: mikäli koe ja luottamusvälin estimointi toistetaan 100 kertaa, annettu todennäköisyys (esimerkiksi 95%) ilmaisee sen suhteellisen osuuden kaikista estimoiduista luottamusväleistä, joiden odotetaan sisältävän parametrin todellisen arvon – ei siis sitä todennäköisyyttä, jolla todellinen parametrin arvo asettuu annetulle luottamusvälille.

## LIITE 2 Sinikettujen pentutulokseen liittyvien ominaisuuksien varianssikomponenttien arvioinnissa käytetyt informatiiviset priorit



Kuva L2.1. Sinikettujen syntyneiden, vieroitettujen ja kuolleiden määrän varianssikomponenttien estimoinnissa käytetyt informatiiviset priorit.



Kuva L2.2 Sinikettujen kuolleisuuden varianssikomponenttien estimoinnissa käytetyt informatiiviset priorit.